



Hétérogénéité fonctionnelle et biodiversité : quel est le rôle des interfaces ou lisières dans les paysages agricoles ?

Rémi Duflot

► To cite this version:

Rémi Duflot. Hétérogénéité fonctionnelle et biodiversité : quel est le rôle des interfaces ou lisières dans les paysages agricoles ?. Sciences agricoles. Université de Rennes, 2013. Français. NNT : 2013REN1S179 . tel-01019974

HAL Id: tel-01019974

<https://theses.hal.science/tel-01019974>

Submitted on 7 Jul 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1
sous le sceau de l'Université Européenne de Bretagne

pour le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie-Agro-Santé (VAS)

présentée par

Rémi DUFLLOT

Préparée à l'unité de recherche U.M.R. 6553 Écobio
« Écosystèmes, Biodiversité, Évolution »
Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes

**Hétérogénéité
fonctionnelle et
biodiversité : quel est
le rôle des interfaces
ou lisières dans les
paysages agricoles ?**

**Thèse soutenue à Rennes
le 20 Décembre 2013**

devant le jury composé de :

Sylvain PLANTUREUX

Professeur, INPL-ENSAIA, *Rapporteur*

Gérard BALENT

Directeur de recherche, INRA, UMR Dynafor,
Rapporteur

Philippe JEANNERET

Directeur de recherche, Agroscope, *Examineur*

Christophe BOUGET

Ingénieur-chercheur, IRSTEA, UMR Ecosystème
Forestier, *Examineur*

Françoise BUREL

Directrice de recherche, CNRS, UMR Ecobio,
Directrice de thèse

Stéphanie AVIRON

Chargée de recherche, INRA, UR SAD-Paysage,
Co-directrice de thèse

Aude ERNOULT

Maître de conférences, Université de Rennes 1,
Co-directrice de thèse

Hétérogénéité fonctionnelle et biodiversité : quel est le rôle
des interfaces ou lisières dans les paysages agricoles ?

—

Landscape heterogeneity and biodiversity: what is the
role of interfaces or edges in agricultural landscapes?

“Ce n’est pas la chance qui fait les choses,
mais rien ne se fait sans elle”

Olivier de Kersauson

Remerciements

La recherche est pour moi avant tout une activité d'interactions et je ne serais certainement pas parvenu à mener à terme ce travail de thèse sans l'aide indiscutable dont j'ai bénéficié. C'est donc tout naturellement que je remercie ici tous ceux qui directement ou indirectement ont contribué à sa réalisation, en espérant n'oublier personne!

My first thanks naturally go to I.B. Thank you so much for your support and your care. You rescued me (and this thesis) many times... ☺ Merci à ma famille pour son soutien moral de ces dernières semaines. Faire cette thèse était mon choix et vous m'avez encouragé, comme toujours, pour réussir dans la voie que je voulais prendre.

Je tiens à remercier très chaleureusement mon trio d'encadrantes, Françoise, Stéphanie et Aude. J'ai beaucoup apprécié votre disponibilité, malgré vos emplois du temps chargés, et la grande liberté que vous m'avez laissée pour développer mes idées et collaborations. Merci également d'avoir "mis les mains dans le cambouis" sur le terrain, je suppose que peu de doctorants ont eu la chance d'avoir des encadrants aussi impliqués. J'ai beaucoup appris de vos commentaires, le plus souvent avisés. Merci pour vos encouragements perpétuels (voir les coups de pied au c** !) pour la dernière ligne droite. Enfin, merci pour votre bonne humeur quasi constante pour les pauses café, thé ou du midi et les plaisanteries ou les potins !

Parce que le terrain n'aurait jamais pu être un succès sans les stagiaires, un grand merci à Romain, Flore et Ambre qui ont participé de manière plus ou moins enthousiaste au terrain et à la détermination des carabes, aux stagiaires "empruntés" pour le terrain : Maëva, Maxime, Elisabeth (merci Camille !) et Kelly, ainsi que Laure (demi-stagiaire !) pour le terrain et la détermination ! Une pensée particulière pour Romain, ton efficacité sur le terrain et en détermination a été très précieuse, je dirais même cruciale, et ton travail de master très pointu a fortement contribué à cette thèse. Merci aussi pour tes brownies et ta bonne humeur !

Je remercie également Lenore Fahrig de m'avoir accueilli dans son équipe. Mon séjour à Ottawa dans l'hiver canadien a été une vraie découverte. Merci également pour ton implication dans mon projet et tes conseils pour les analyses et la rédaction. Thanks to Adam Smith for your very useful advices on statistical analysis. I keep a good memory of potlucks, skate to pub, organic food competition and other cross-country skiing. Thanks Amanda for organizing these events! Pauline, I am so glad I met you...

Je remercie les membres de mon comité de thèse pour leurs conseils avisés, Bernard Clément (pour votre aide dans la mise en place des protocoles flore et la détermination), Alexandre Joannon, Sandrine Petit, Didier Alard et Didier Gascuel, mon tuteur. Je remercie également Sylvain Plantureux, Gérard Balent, Philippe Jeanneret et Christophe Bouget d'avoir accepté de juger mon travail. J'espère que le temps que vous m'avez consacré vous a aussi été utile, au moins un peu.

Merci à Jean-Luc et Olivier pour votre aide dans la mise en place du terrain et de m'avoir guidé pour l'apprentissage de la détermination des carabes, merci à vous aussi pour votre sympathie. Merci à Yann Rantier de m'avoir appris les bases de SIG, Jean Nabucet pour son aide sur les données

cartographiques et Hugues Boussard pour les analyses avec Chloé... Merci pour vos conseils, car sans données biologiques et sans analyses cartographiques il n'y a pas d'écologie du paysage !

Merci aux doctorants d'Ecobio et du SAD, Anne-Kristel, Camille, Julie, Chloé, Colette, Diab, Lisa, Thiago, Maxime, Kevin, Flore, Benoit, Grégoire pour votre bonne humeur et les moments de détente passés ensemble. Merci aussi pour vos conseils, trucs et astuces. Big up spécial pour Anne-Kristel, merci pour ta bonne humeur communicative et inaltérable, à un de ses jours pour un Panini 3 fromages ou un Brie-Pomme ! Coucou à Camille et Margot, mon séjour au SAD – Paysage n'aurait pas eu la même saveur sans vous, le badminton le midi, les pauses café / thé, merci pour votre amitié qui nous a menés jusqu'au bout, du bout du bout ! Merci à Assu pour tes encouragements, tu as beaucoup cru en moi, ça fait plaisir et du bien ! A bientôt en Catalogne j'espère.

Merci aux habitués de la salle cafèt' Ecobio (David, Hervé, Maryvonne, Oscar, Valérie...), de celle du SAD-paysage (Gilles, Béné, Jean-Luc, Bernadette, Hugues, Alex, Claudine, Jacques), pour la bonne humeur que vous m'avez apportée pour les pauses midi... pauses bien nécessaires. Merci, pour nos discussions qui m'ont beaucoup appris sur la complexité du monde de la recherche, j'espère maintenant mieux en comprendre les rouages !

Enfin, et pas des moindres, un grand merci à Sandra, Valérie, Joceline, Ghislaine pour votre assistance pour les démarches administratives, les achats, les missions, etc... Merci à Isabelle pour la logistique !

Merci aussi aux cafetières qui ont contribué à me maintenir productif !

Enfin, une pensée émue pour les 30 865 carabes qui ont été sacrifiés au cours de cette thèse.

Remerciement de dernières minutes pour les filles_du_sad.doc et mon papa pour les relectures orthographiques de ces derniers jours, que de coquilles corrigées !

Sommaire

Remerciements.....	vii
Sommaire	ix

Introduction générale..... 3

Partie I : Les enjeux de la biodiversité en zone agricole..... 3

I. Biodiversité et paysages agricoles.....	3
A. Les paysages agricoles : un potentiel important pour la diversité	3
B. Biodiversité, fonctionnement des agroécosystèmes et services écologiques.....	4
II. Le maintien de la biodiversité : un enjeu éthique, social et économique	5

Partie II : Hétérogénéité et biodiversité : vers une approche intégrative 6

I. Niveau d'organisation, hétérogénéité et biodiversité	6
A. Approche hiérarchique de l'hétérogénéité.....	6
1. Définition de l'hétérogénéité à différents niveaux d'organisation	6
2. Hétérogénéité et filtre écologique	8
B. Approche spatiale de la diversité	9
1. Partition multi-échelle de la diversité	9
2. Dominance de la diversité beta et homogénéisation biotique	11
II. Hétérogénéité et processus écologique au niveau du paysage.....	12
A. Dispersion et fonctionnement des métapopulations	12
B. Complémentation d'habitat	12
C. Relation source-puits et effets dilution / concentration.....	13
III. Vers une approche globale des paysages agricoles	14
A. Mesure de l'hétérogénéité paysagère.....	14
1. Représentation paysagère.....	14
2. Effets confondus de l'hétérogénéité de composition et organisation.....	15
B. Mesure de la diversité au niveau du paysage (diversité gamma).....	16
Objectifs de la thèse : questions de recherche	18
Organisation de la thèse	19

Chapitre 1 : Introduction aux objets d'étude 25

I. Présentation de la zone et des sites d'étude	25
II. Choix des groupes étudiés	28
III. Choix des interfaces comme indicateur de l'organisation spatiale des paysages	29

Chapitre 2 : Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité gamma : comparaison de deux représentations paysagères..... 35

Introduction 35

Méthodes 36

Partie I : Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité gamma - représentation habitat semi-naturel / matrice 37

1. Introduction..... 37

2. Method..... 38

2.1. Study area..... 38

2.2. Land-cover data..... 38

2.3. Landscape selection 38

2.4. Landscape descriptors..... 39

2.5. Gamma diversity assessment..... 40

2.5.1. Sampling design..... 40

2.5.2. Sampling methods..... 41

2.5.3. Gamma diversity measures..... 41

2.6. Statistical analysis..... 42

3. Results 43

4. Discussion 45

Partie II : Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité gamma - représentation en mosaïque..... 46

1. Introduction..... 48

2. Methods 49

2.1. Study area and landscape selection 49

2.2. Landscape descriptors..... 50

2.3. Gamma diversity assessment..... 52

2.3.1. Sampling design..... 52

2.3.2. Gamma diversity measures..... 52

2.4. Statistical analysis..... 53

3. Results 54

4. Discussion 56

4.1. Combined effects of compositional and configurational heterogeneity on carabid beetles diversity 56

4.2. Dominant effect of compositional heterogeneity on vascular plant diversity 56

4.3. Hypothesised major landscape effects on diversity and potential relevant actions for biodiversity conservation 57

5. Conclusion 58

6. Acknowledgments 59

Partie III: Conclusion 60

Suppléments..... 62

Chapitre 3 : L'hétérogénéité paysagère : un filtre écologique sur les traits d'histoire de vie.....Erreur ! Signet non défini.

1. Introduction.....Erreur ! Signet non défini.
2. Materials and methodsErreur ! Signet non défini.
 - 2.1. Study area..... Erreur ! Signet non défini.
 - 2.2. Sampling design..... Erreur ! Signet non défini.
 - 2.3. Species traits Erreur ! Signet non défini.
 - 2.4. Landscape descriptors..... Erreur ! Signet non défini.
 - 2.5. Statistical analyses..... Erreur ! Signet non défini.
3. ResultsErreur ! Signet non défini.
 - 3.1. Global effects of landscape heterogeneity on species trait distributionsErreur ! Signet non défini.
 - 3.2. Relationships between trait categories and landscape descriptorsErreur ! Signet non défini.
4. Discussion and Conclusions.....Erreur ! Signet non défini.
 - 4.1. Landscape composition and configuration: two drivers of gamma diversity functional composition..... Erreur ! Signet non défini.
 - 4.2. Landscape stability: an ecological filter of carabid beetles and herbaceous plantsErreur ! Signet non défini.
 - 4.3 Conclusions..... Erreur ! Signet non défini.
5. AcknowledgementsErreur ! Signet non défini.

Chapitre 4 : Dynamique intra-annuelle des couverts cultivés : conséquences sur les communautés de coléoptères carabiques Erreur ! Signet non défini.

1. Introduction.....Erreur ! Signet non défini.
2. MethodsErreur ! Signet non défini.
 - 2.1. Study area and site selection Erreur ! Signet non défini.
 - 2.2. Carabid beetle surveys Erreur ! Signet non défini.
 - 2.3. Landscape descriptors..... Erreur ! Signet non défini.
 - 2.4. Statistical analysis..... Erreur ! Signet non défini.
3. ResultsErreur ! Signet non défini.
 - 3.1. Carabid communities during the spring season..... Erreur ! Signet non défini.
 - 3.2 Landscape effects on carabid communities during the spring season .Erreur ! Signet non défini.
 - 3.3. Carabid communities and landscape effects in late summerErreur ! Signet non défini.
4. DiscussionErreur ! Signet non défini.
 - 4.1. Carabid communities during the spring season: assessing habitat quality differencesErreur ! Signet non défini.
 - 4.2. Landscape effects during the spring season: testing the source-sink relationshipErreur ! Signet non défini.

4.3. Maize fields during late summer: testing the spatio-temporal complementation	Erreur ! Signet non défini.
5. Conclusion	Erreur ! Signet non défini.
6. Acknowledgement.....	Erreur ! Signet non défini.

Discussion Générale Erreur ! Signet non défini.

Partie I : Effets indépendants de la composition et de la configuration paysagère sur les processus écologiques déterminants de la biodiversité Erreur ! Signet non défini.

I. Effet filtre de la composition paysagère Erreur ! Signet non défini.

II. Effets contrastés de la configuration entre les carabes et les plantes Erreur ! Signet non défini.

1. Carabes : importance de la mobilité à travers les paysages Erreur ! Signet non défini.

2. Plantes : importance de la disponibilité et de la qualité des habitats Erreur ! Signet non défini.

Partie II : Représentation paysagère : quelle contribution de l'espace cultivé ? Erreur ! Signet non défini.

I. Contribution des communautés des couverts cultivés à la diversité gamma Erreur ! Signet non défini.

II. Importance de l'hétérogénéité de l'espace cultivé Erreur ! Signet non défini.

Partie III : Perspectives Erreur ! Signet non défini.

I. Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité beta Erreur ! Signet non défini.

II. Caractérisation de la dynamique intra-annuelle des communautés de carabes Erreur ! Signet non défini.

III. Représentation paysagère : vers une prise en compte accrue des pratiques agricoles Erreur ! Signet non défini.

Références Erreur ! Signet non défini.

Annexes Erreur ! Signet non défini.

Introduction Générale

—

Introduction générale

Partie I : Les enjeux de la biodiversité en zone agricole

I. Biodiversité et paysages agricoles

A. Les paysages agricoles : un potentiel important pour la diversité

Les territoires agricoles sont souvent perçus comme étant défavorables à la biodiversité en raison de l'intensification agricole, initiée dans les années 1950 (Meeus 1993 ; Baudry & Papy 2001). Cette intensification est liée à un ensemble de modifications de pratiques à différents niveaux d'organisation spatiale. Au niveau parcellaire, elle a conduit au raccourcissement des rotations, à la diminution de la diversité des cultures, au recours massif à la fertilisation minérale et aux pesticides, au labour profond, au drainage, etc. (Robinson & Sutherland 2002 ; Tscharntke *et al.* 2005a ; CBD 2008). Elle s'est aussi accompagnée d'une modification des paysages : augmentation de la taille et spécialisation des exploitations, agrandissement de la taille des parcelles pour faciliter la mécanisation, conversion en terres arables d'éléments naturels ou semi-naturels pérennes comme les prairies permanentes, haies, boisements ou zones humides (Meeus 1993 ; Baudry & Papy 2001 ; Tscharntke *et al.* 2005a ; CBD 2008). Ces modifications ont des conséquences sur l'environnement (*e.g.* érosion des sols, eutrophisation des milieux...) et sont considérées comme des causes majeures de la perte de la biodiversité (Tilman *et al.* 2001a ; Robinson & Sutherland 2002 ; Millennium Ecosystem Assessment 2005 ; CBD 2008).

Bien que souvent considéré comme un pollueur de l'environnement, le secteur agricole peut également promouvoir la diversité (Meeus 1993). La contribution de l'agriculture à la biodiversité concerne tout d'abord la diversité des plantes cultivées et des animaux d'élevage, même si elle est en déclin. Ainsi, l'homme a depuis longtemps créé et fait évoluer un large panel de variétés de cultures et de races animales à l'échelle mondiale (CBD 2008). Par ailleurs, en conséquence de l'ancienneté des activités agricoles, de nombreuses espèces "sauvages" se sont adaptées à cette forme très répandue d'utilisation des terres. L'espace agricole peut potentiellement promouvoir la diversité en fournissant un large spectre de types de couverts créant ainsi des opportunités de niche (Poggio *et al.* 2010). De plus, les éléments cultivés sont caractérisés par un niveau élevé de ressources du fait de leur forte productivité primaire (Soderstrom *et al.* 2001 ; Tscharntke *et al.* 2005a ; Rand *et al.* 2006) et sont donc utilisés par de nombreuses espèces de mammifères, d'oiseaux et d'arthropodes, pour ses ressources trophiques (Sotherton 1984 ; Ouin *et al.* 2000 ; Barbaro *et al.* 2008).

Les surfaces converties en terres agricoles étant très importantes (Foley *et al.* 2005 ; CBD 2008 ; Fahrig *et al.* 2011), une très grande proportion de la biodiversité, en particulier en Europe, se trouve dans ces paysages agricoles (Benton *et al.* 2003). La préservation de la biodiversité constitue donc un défi majeur pour l'agriculture, en tant que force destructrice mais aussi créatrice de biodiversité. Agriculture et biodiversité sont donc fortement liées.

B. Biodiversité, fonctionnement des agroécosystèmes et services écologiques

De manière générale, la biodiversité contribue au fonctionnement des écosystèmes en consolidant les fonctions écologiques liées à différents groupes d'espèces (groupes fonctionnels). On peut aisément considérer que le nombre d'individus, toutes espèces confondues, assurant une même fonction écologique (par exemple le nombre d'abeilles assurant la pollinisation) soit corrélé à l'efficacité de cette fonction, mais l'effet du nombre d'espèces présentes est plus difficile à appréhender (Woodcock *et al.* 2010). Pourtant, certaines études montrent qu'une augmentation de la richesse spécifique est associée, par exemple, à une plus grande productivité des prairies (diversité floristique, (Tilman *et al.* 2001b) ou à une prédation plus importante des pucerons des céréales (diversité des prédateurs, (Ostman *et al.* 2003). Les processus par lesquels la diversité agit sur les fonctions écologiques ne sont pas encore complètement compris (Kremen 2005 ; Tscharntke *et al.* 2005a). Quatre mécanismes théoriques susceptibles d'expliquer l'effet de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes sont actuellement reconnus : (i) la complémentarité interspécifique, qui conduit à la juxtaposition sans recouvrement de niches des différentes espèces pour occuper la totalité des niches disponibles, (ii) l'effet de nombre, qui est lié au fait que plus le nombre d'espèces est grand, plus la probabilité pour qu'il y ait une espèce très "productive / efficace" est importante, (iii) la redondance entre espèces, qui permet d'assurer une stabilité de la fonction, puisque la disparition d'une espèce peut être compensée par la présence d'une autre espèce redondante, assurant la même fonction (résilience), (iv) l'unicité (idiosyncrasie) de chaque espèce par rapport à son comportement et ses relations avec les autres espèces, qui fait que chaque espèce a un effet unique sur une fonction (Gaston & Spicer 2004 ; Tscharntke *et al.* 2005a).

L'ensemble des fonctions écologiques utiles à l'homme a été réuni sous la notion de "services écosystémiques" (Daily 1997). Dans ce cadre, les systèmes agricoles peuvent contribuer à la conservation de systèmes à haute diversité (voir paragraphe précédent) qui sont susceptibles de fournir des services écosystémiques importants pour l'agriculture elle-même : pollinisation, contrôle biologique des ravageurs, fertilité des sols, qualité de l'eau, paysages ayant une valeur esthétique et récréative, etc. (Boller *et al.* 2004 ; Tscharntke *et al.* 2005a). La conservation de la biodiversité a donc des implications socio-économiques importantes. Ainsi, l'étude de la biodiversité des paysages agricoles est souvent justifiée par l'importance des services écosystémiques. La protection de la biodiversité *stricto sensu* n'est pas pour autant passée au second plan puisque un des enjeux de la gestion des territoires est de combiner la production agricole avec la protection de la nature (Landis *et al.* 2000). Par exemple, l'ajout de plantes nectarifères dans la végétation des bordures de champs mises en place aux Etats-Unis pour la conservation du Colin de Virginie, espèce quasi-menacée (classement IUCN), augmente le contrôle biologique des ravageurs de culture (Olson & Wäckers 2007). Ainsi, il est possible d'optimiser le service écologique global (multifonctionnalité) de ces bordures de champs.

II. Le maintien de la biodiversité : un enjeu éthique, social et économique

Depuis la reconnaissance de son rôle pour le fonctionnement des écosystèmes, en particulier des agrosystèmes, et des services écosystémiques associés, le maintien de la biodiversité dans les paysages agricoles est devenu un enjeu social, économique et politique majeur (Millennium Ecosystem Assessment 2005 ; Le Roux *et al.* 2008). Il existe une demande sociétale forte concernant la conservation de la nature et des espaces “naturels”. Au-delà de la valeur instrumentale évoquée précédemment, *i.e.* la “biodiversité pourvoyeuse de ressources et de services”, se pose également la question éthique ou morale concernant la perte de biodiversité. En effet, on attribue également à la biodiversité une valeur intrinsèque, *i.e.* “valeur de la biodiversité en elle-même et pour elle-même”, ou une valeur patrimoniale, *i.e.* une “valeur culturelle, identitaire, historique”. Ces valeurs attribuées à la biodiversité mettent en exergue la relation entre la nature et l’Homme et soulignent des rapports parfois harmonieux, parfois conflictuels (FRB 2013). Ainsi, la question de la biodiversité interroge sur la place de l’Homme dans la nature, et clairement, la reconnaissance des services écosystémiques repositionne l’Homme dans un état de dépendance, au moins partiel, vis-à-vis de la nature.

Cette prise de conscience progressive incite à agir en faveur de la biodiversité et à réorganiser nos sociétés en fonction de cette préoccupation (tournant de civilisation, Brown 2009). Les pouvoirs publics se sont donc emparés de ces questions pour agir et accompagner cette transition. Ainsi, un certain nombre d’actions de politique publique ont été mises en place aux échelles locales, nationales ou internationales afin de concilier protection de la nature et activités agricoles. En milieu agricole, un des principaux outils est l’écoconditionnalité des aides de la Politique Agricole Commune (PAC). Ainsi, dans la continuité des réformes antérieures, 30% des aides versées aux agriculteurs au titre du premier pilier de la PAC 2013 seront soumis au respect de bonnes pratiques environnementales. Les critères retenus concernent la présence de surfaces d’intérêt écologique, la diversité des assolements et le maintien des prairies permanentes. Globalement ces aides visent à augmenter les surfaces des habitats semi-naturels et la diversité des pratiques. Ces mesures se déclinent localement à l’échelle des exploitations. Pourtant, les résultats mitigés des mesures environnementales sur la biodiversité suggèrent que la gestion de la biodiversité doit, dans certains cas, passer également par une cohérence des actions à une échelle spatiale dépassant celle du territoire d’exploitation (Kleijn *et al.* 2006 ; Aviron *et al.* 2009 ; Thenail *et al.* 2009a).

Les concepts de l’écologie du paysage et en particulier le paradigme selon lequel la connectivité est essentielle pour la conservation de la biodiversité a conduit au concept de réseau écologique. Afin de contrer les effets négatifs supposés de la fragmentation des habitats de nombreux programmes d’action publique ont été créés pour mettre en œuvre ces réseaux écologiques, en particulier en Europe (Jongman *et al.* 2004 ; Boitani *et al.* 2007). Ainsi, en Suisse, des primes supplémentaires sont versées aux agriculteurs volontaires pour mettre en réseau les Surfaces de Compensation Ecologique (SCE). En France, cette idée s’est traduite par la Trame Verte et Bleue (TVB) qui est une des mesures phares consécutives au Grenelle de l’environnement (loi Grenelle 1 et 2, 2009 et 2010) et dont le but est la conservation de la biodiversité. Ainsi la TVB est “un outil d’aménagement du territoire qui vise à (re)constituer un réseau écologique cohérent, à l’échelle du territoire national, pour permettre aux espèces animales et végétales, de circuler, de s’alimenter, de se reproduire, de se reposer... En d’autres termes, d’assurer leur survie, et permettre aux écosystèmes de continuer à rendre à l’Homme leurs services” (Site du ministère en charge de l’environnement).

Partie II : Hétérogénéité et biodiversité : vers une approche intégrative

I. Niveau d'organisation, hétérogénéité et biodiversité

A. Approche hiérarchique de l'hétérogénéité

1. Définition de l'hétérogénéité à différents niveaux d'organisation

Le terme “hétérogénéité” qualifie, par définition, ce qui n’est pas homogène, c’est à dire ce qui est constitué d’un ensemble d’objets disparates (Baudry & Papy 2001). Un paysage apparaît comme hétérogène spatialement car il est composé d’un mélange d’écosystèmes et de types d’usage des terres (Tscharntke *et al.* 2012). Cette hétérogénéité est liée à une variation spatiale des conditions environnementales d’origine naturelle (topologie, propriétés du sol), anthropique (usage des terres), ou d’une combinaison des deux. On parle donc d’hétérogénéité spatiale. Ces différents facteurs qui créent de l’hétérogénéité agissent à différentes échelles spatiales. Ainsi, selon les principes de la théorie de la hiérarchie (Allen & Starr 1982), les systèmes écologiques peuvent être décomposés en plusieurs niveaux d’organisation : parcelles, ensemble de parcelles, paysages, (Baudry & Papy 2001 ; Schweiger *et al.* 2005), voire régions biogéographiques.

Au niveau parcellaire, même si la végétation peut apparaître comme très homogène, en particulier pour le cas des éléments cultivés, on peut souvent observer des différences édaphiques, de semis, ou de pâturage susceptibles d’influencer la distribution des espèces (Benton *et al.* 2003). Ainsi, il a été montré que l’hétérogénéité du sol influence la répartition des espèces et augmente la diversité totale (Williams & Houseman 2013). Au niveau d’un groupe de parcelles de même couvert (par exemple des parcelles de blé), les pratiques agricoles peuvent créer une hétérogénéité dite “invisible” (Vasseur *et al.* 2013). Cela concerne par exemple, l’utilisation de pesticides et d’engrais, le travail du sol, et l’histoire de la parcelle (par exemple le type de rotation des cultures).

Au niveau du paysage, on peut distinguer les éléments en s’intéressant à leur usage (land-use) et à leur végétation (land-cover). Ainsi, on distingue des éléments semi-naturels qui peuvent être parcellaires comme les bois, prairies permanentes, friches ou linéaires comme les bordures de champs herbeuses ou les haies et des éléments cultivés. Ces derniers sont hétérogènes du fait de la diversité des types de cultures, des successions culturales (rotations), de la taille et de l’arrangement spatial des parcelles et de l’allocation d’usage des parcelles par les agriculteurs (Baudry & Papy 2001 ; Thenail *et al.* 2009a ; Thenail *et al.* 2009b). Dérivé du concept original de Duelli (1997), deux composantes de l’hétérogénéité paysagère ont été explicitement définies : un paysage plus hétérogène est un paysage qui a une plus grande variété de types de couvert (hétérogénéité de composition) et/ou un arrangement spatial plus complexe de ses couverts (hétérogénéité de configuration, Figure 1, Fahrig *et al.* 2011).

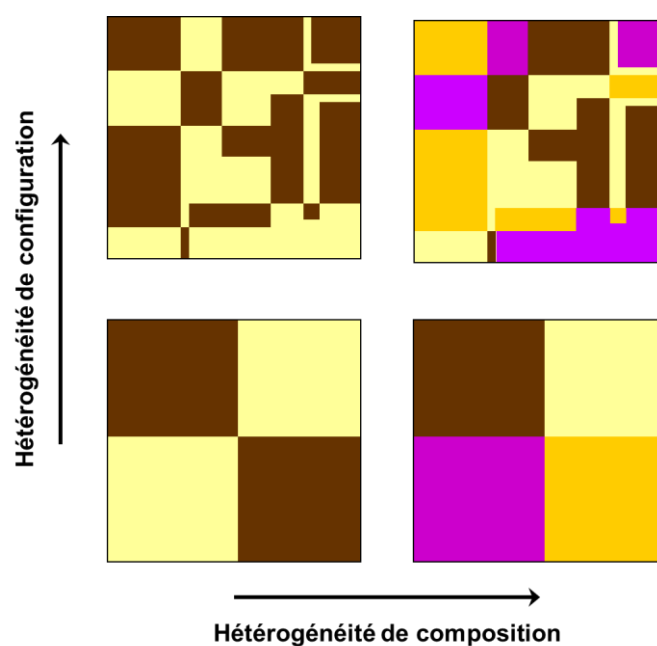


Figure 1. Illustration des deux composantes de l'hétérogénéité spatiale : composition et configuration. Chaque carré représente un paysage, et les différentes couleurs les différents types de couverts. L'hétérogénéité de composition augmente avec une augmentation du nombre ou de l'équitabilité des types de couverts. L'hétérogénéité de configuration augmente avec une augmentation de la complexité de l'organisation spatiale de ces couverts (d'après Fahrig et al. 2011).

2. Hétérogénéité et filtre écologique

L'hétérogénéité paysagère est considérée comme un facteur déterminant pour le maintien de la biodiversité des paysages agricoles (Turner 1987 ; Huston 1995), parfois plus important que le système d'exploitation, par ex. agriculture conventionnelle / agriculture biologique (Bengtsson *et al.* 2005 ; Holzschuh *et al.* 2010 ; Jonason *et al.* 2012). Cela montre qu'un certain nombre de processus écologiques sont régulés à ce niveau d'organisation et s'additionnent à des processus locaux (*e.g.* compétition inter-espèces) et des processus régionaux (*e.g.* climatique).

La réponse des espèces aux gradients environnementaux s'opère en fonction de leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques décrites par les traits fonctionnels (Díaz & Cabido 2001). La notion de niche écologique permet d'associer à chaque espèce un environnement spécifique favorable/indispensable à son développement et qui explique sa distribution spatiale. En effet, les conditions locales exercent une pression sélective et donc filtrent les espèces. En lien avec l'hétérogénéité spatiale, les espèces ne sont donc pas présentes partout mais uniquement dans les éléments qui correspondent à leur niche écologique. Puisque l'hétérogénéité spatiale peut être définie à différents niveaux d'organisation, chacun de ces niveaux d'organisation joue un rôle de filtre écologique en sélectionnant les espèces à partir du pool d'espèces du niveau supérieur (Figure 2, Tonn *et al.* 1990 ; Schweiger *et al.* 2005). Les communautés observées localement sont donc constituées d'espèces ayant été sélectionnées à travers ces différents filtres écologiques (Keddy 1992).

Il a été montré que différents groupes fonctionnels répondent différemment aux changements du paysage (Dorrough & Scroggie 2008 ; Liira *et al.* 2008 ; Williams *et al.* 2009 ; Vallet *et al.* 2010 ; Lomba *et al.* 2011), soulignant ainsi le rôle de filtre écologique joué par le paysage (Tonn *et al.* 1990 ; Schweiger *et al.* 2005). On peut alors parler de pool d'espèces au niveau du paysage qui détermine ensuite la diversité locale (Tscharntke *et al.* 2012). Parmi les traits souvent cités comme influençant la réponse des espèces à la structure des paysages, on trouve en premier lieu les traits liés à la dispersion (Piessens *et al.* 2004 ; Tremlova & Munzbergova 2007 ; Liira *et al.* 2008 ; Barbaro & van Halder 2009 ; Hendrickx *et al.* 2009 ; Wamser *et al.* 2012), mais aussi le niveau trophique (Purtauf *et al.* 2005a ; Barbaro & van Halder 2009), ou la phénologie (Purtauf *et al.* 2005b ; Tremlova & Munzbergova 2007 ; Liira *et al.* 2008).

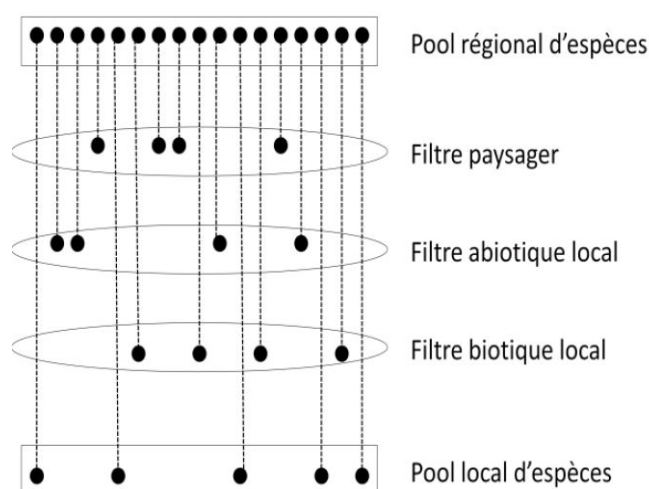


Figure 2. Filtres écologiques sélectionnant les espèces à de multiples niveaux d'organisation pour définir la composition locale des communautés (d'après Keddy 1992).

B. Approche spatiale de la diversité

1. Partition multi-échelle de la diversité

L'emboîtement de niveaux d'organisation hiérarchique permet de définir différents niveaux de mesure de la biodiversité. Ainsi, la diversité gamma, la diversité totale d'une région ou d'un paysage, peut être décomposée en une composante alpha, intra-communauté et une composante beta, inter-communautés (Whittaker 1960 ; Wagner *et al.* 2000 ; Crist *et al.* 2003 ; Crist & Veech 2006). Classiquement la diversité alpha (α) se réfère à la diversité locale (niveau inférieur) tandis que la diversité gamma (γ) est la diversité totale au niveau le plus élevé (Whittaker 1960 ; Wagner *et al.* 2000 ; Crist *et al.* 2003 ; Crist & Veech 2006). La diversité beta (β) est liée au remplacement, ou turnover, des espèces dû aux différences entre les unités spatiales considérées (Whittaker 1960 ; Wagner *et al.* 2000). Whittaker (1960) a proposé une partition multiplicative de la diversité gamma (Formule 1). Cependant, il a été proposé ultérieurement de faire une partition additive (Allan, 1975 in Wagner *et al.* 2000 ; Crist *et al.* 2003) où la diversité gamma est donc exprimée comme la somme de la diversité alpha et de la diversité beta (Formule 2).

$$\gamma = \alpha \cdot \beta \text{ (Formule 1)}$$

$$\gamma = \alpha + \beta \text{ (Formule 2)}$$

En décomposant la diversité gamma de manière additive, il est possible d'appliquer une procédure identique à chacun des niveaux hiérarchiques. De plus, la composante alpha d'un niveau hiérarchique est la somme des composantes alpha et beta du niveau hiérarchique inférieur (Figure 3, Crist *et al.* 2003 ; Crist & Veech 2006). On peut donc décomposer la diversité totale gamma en sa composante α_1 définie au niveau hiérarchique le plus faible et ses composantes β_i définies aux m niveaux hiérarchiques (Figure 3, Crist *et al.* 2003 ; Crist & Veech 2006). Ainsi, on considère la diversité gamma totale est :

$$\gamma = \alpha_1 + \sum_{i=1}^m \beta_i \text{ (Formule 3)}$$

Dans le cas des niveaux hiérarchiques de l'exemple proposé dans la figure 3, - qui reprend les niveaux d'organisation des paysages agricoles - on obtient (Crist *et al.* 2003 ; Crist & Veech 2006 ; Diekotter *et al.* 2008) :

$$\gamma_{\text{Paysage}} = \alpha_{\text{Patch}} + \beta_{\text{Patch}} + \beta_{\text{Habitat}} \text{ (Formule 4)}$$

$$\text{et } \gamma_{\text{Région}} = \gamma_{\text{Paysage}} + \beta_{\text{Paysage}} \text{ (Formule 5)}$$

Ainsi, la diversité alpha d'un niveau hiérarchique reflète l'hétérogénéité spatiale des niveaux inférieurs (Figure 3 ; Wagner *et al.* 2000 ; Crist *et al.* 2003 ; Crist & Veech 2006 ; Diekotter *et al.* 2008). La diversité gamma tient donc compte des différences de composition spécifique entre les communautés (Whittaker 1960 ; Anderson *et al.* 2011). Un autre avantage de la partition additive est qu'elle permet d'exprimer les composantes alpha et beta dans la même unité ce qui permet leur comparaison directe (Wagner *et al.* 2000 ; Crist *et al.* 2003 ; Crist & Veech 2006 ; Diekotter *et al.* 2008). Ainsi la contribution de chaque niveau hiérarchique peut être exprimée comme une proportion de la diversité totale (Crist *et al.* 2003 ; Diekotter *et al.* 2008).

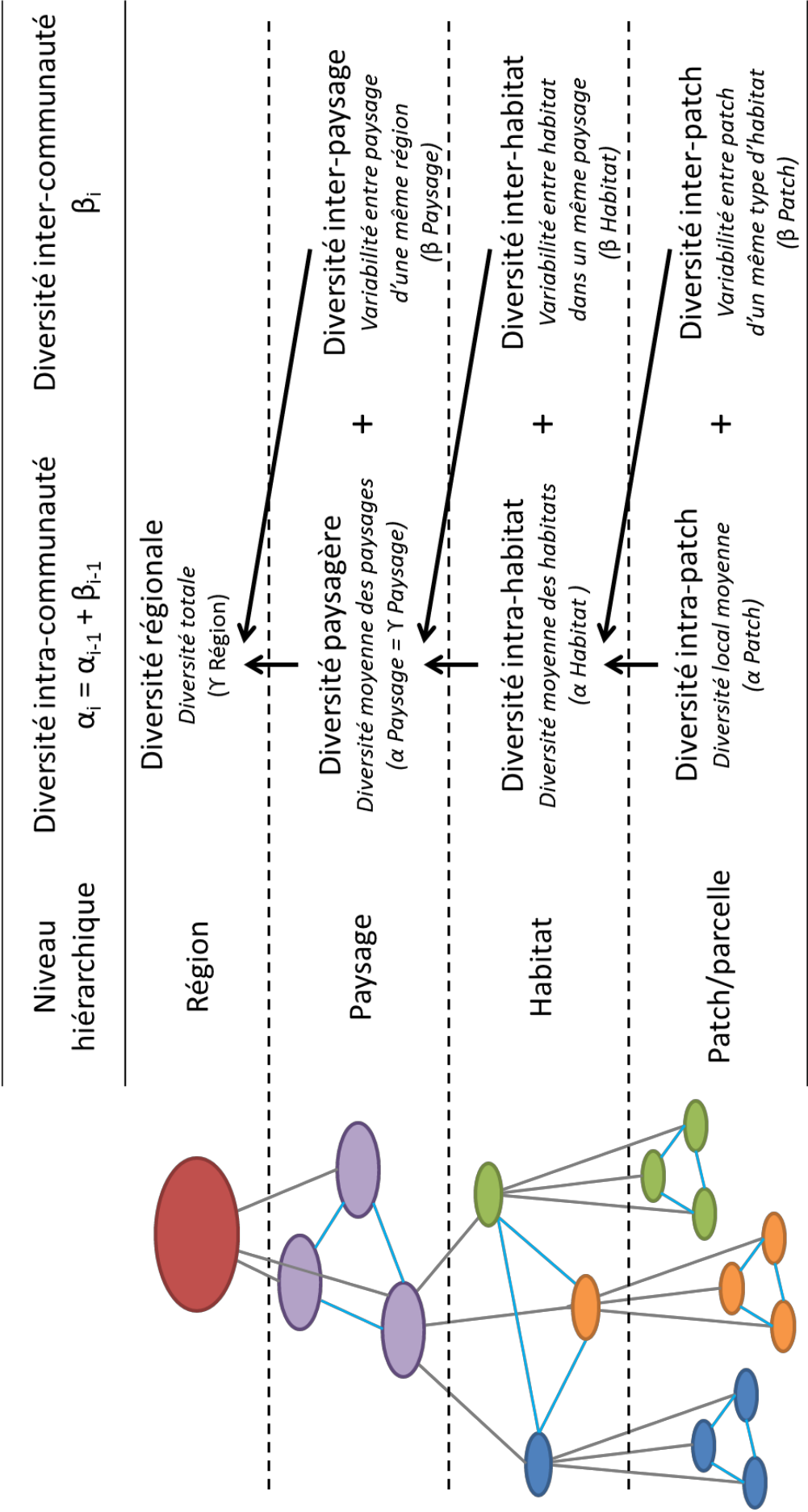


Figure 3. Partition additive de la diversité à de multiples niveaux hiérarchiques (adapté d'après (Wagner et al. 2000 ; Crist et al. 2003 ; Crist & Veech 2006 ; Diekötter et al. 2008). Sur la figure latérale, chaque "bulle" représente une unité spatiale (patch, habitat, paysage ou région), les liens noirs représentent les relations hiérarchiques et les liens bleus la diversité beta.

2. Dominance de la diversité beta et homogénéisation biotique

Le développement récent de la littérature ayant étudié la répartition de la diversité en ses deux composantes alpha et beta (additive) a montré que la contribution de la diversité beta à la diversité totale était globalement plus importante que celle de la diversité alpha, et ce pour des taxa variés tels que les plantes, les oiseaux ou différents groupes d'arthropodes (Wagner *et al.* 2000 ; Crist *et al.* 2003 ; Clough *et al.* 2007 ; Hendrickx *et al.* 2007 ; Diekötter *et al.* 2008 ; Poggio *et al.* 2010 ; Ernoult & Alard 2011 ; Flohre *et al.* 2011 ; Concepcion *et al.* 2012). De plus, les études qui ont décomposé la diversité beta à plusieurs niveaux d'organisation, ont globalement montré que la contribution de la diversité beta à la diversité gamma augmentait aux niveaux d'organisation plus élevés (Wagner *et al.* 2000 ; Crist *et al.* 2003 ; Diekötter *et al.* 2008 ; Ernoult & Alard 2011 ; Flohre *et al.* 2011). Cela a conduit à l'émergence de la théorie de la dominance de la diversité beta selon laquelle la dissimilarité entre les communautés détermine la diversité à l'échelle du paysage (Tscharntke *et al.* 2012).

Ainsi la composante beta, résultante de l'hétérogénéité spatiale, est considérée comme une composante majeure pour la conservation de la diversité à l'échelle du paysage et pourrait compenser la perte de diversité observée localement (Tscharntke *et al.* 2012). Or, l'intensification agricole, dont les conséquences aux différents niveaux d'organisation ont été évoquées en première partie, a conduit à une homogénéisation des conditions environnementales aux différents niveaux d'organisation (Benton *et al.* 2003). En effet, les systèmes homogènes sont plus facile à gérer (Baudry & Papy 2001). En conséquence, les paysages agricoles intensifiés contiennent généralement une faible diversité de types de cultures distribués sur de grandes parcelles uniformes (Fahrig *et al.* 2011). Cela peut entraîner une homogénéisation biotique des communautés à l'échelle régionale ou paysagère et donc une perte de diversité beta (Smart *et al.* 2006 ; Devictor *et al.* 2008a ; Filippi-Codaccioni *et al.* 2010). En particulier, le remplacement systématique d'espèces "perdantes" (souvent spécialistes) par le même cortège d'espèces "gagnantes" (souvent généralistes) peut fortement diminuer la diversité à l'échelle régionale (Devictor *et al.* 2008a ; Devictor *et al.* 2008b ; Britton *et al.* 2009 ; Filippi-Codaccioni *et al.* 2010) tandis que la diversité observée localement peut ne pas baisser et peut même dans certains cas augmenter (Smart *et al.* 2006).

Par ailleurs, on peut penser qu'un paysage composé de petits fragments hétérogènes pourrait avoir une diversité faible localement, mais une diversité beta importante (Tscharntke *et al.* 2012). De plus, théoriquement, une augmentation de la connectivité paysagère pourrait, en augmentant la dispersion dans les paysages, homogénéiser les méta-communautés et pourrait éventuellement conduire à une diversité gamma plus faible (Mouquet & Loreau 2003). Cette vision de la fragmentation et de la connectivité paysagère s'oppose à la conception initiale selon laquelle la fragmentation *per se* conduit à une perte de la diversité. La prise en compte de la diversité beta peut donc changer les perspectives. Ainsi, il devient urgent de s'intéresser aux facteurs déterminant la diversité beta qui restent encore peu étudiés (Filippi-Codaccioni *et al.* 2010 ; Tscharntke *et al.* 2012).

II. Hétérogénéité et processus écologique au niveau du paysage

Les fondements de l'écologie du paysage reposent sur le fait que l'hétérogénéité paysagère intervient dans un certain nombre de processus écologiques (Forman & Godron 1981 ; Risser *et al.* 1984). En effet, les éléments constituant un paysage ne sont pas indépendants mais en interaction spatiale et temporelle (Risser *et al.* 1984). Ainsi, l'hétérogénéité spatiale joue un rôle clé dans les flux de matières, de nutriments, d'énergie biotique et abiotique et des organismes - c'est à dire dans la dynamique des populations des plantes et des animaux (Forman & Godron 1981 ; Risser *et al.* 1984 ; Baudry & Papy 2001).

A. Dispersion et fonctionnement des métapopulations

Dès le transfert de la théorie de la biogéographie des îles (MacArthur & Wilson 1967) aux écosystèmes terrestres (Haila 2002), renforcé ensuite par celle de la dynamique des populations (Hanski 1999), les processus de dispersion ont été centraux en écologie du paysage. Sur la base de ces théories, la fragmentation des habitats met sérieusement en danger la persistance des espèces concernées à cause de la réduction des phénomènes de dispersion qui sont considérés comme essentiels dans la survie des espèces (Fahrig & Merriam 1985 ; Calabrese & Fagan 2004 ; Jongman *et al.* 2004 ; Kindlmann & Burel 2008). En effet, la diminution de la dispersion compromet le fonctionnement en métapopulation par l'isolement de populations de faible taille susceptibles de souffrir de dérive génétique (Saunders *et al.* 1991 ; Angelone & Holderegger 2009) ou en limitant l'apport de disperseurs vers des sous-populations en déclin et le rétablissement de sous-populations éteintes (Calabrese & Fagan 2004 ; Angelone & Holderegger 2009). Ces principes ont conduit à mettre en avant la notion de connectivité paysagère (Lindenmayer & Fischer 2007).

B. Complémentation d'habitat

Bien que présente assez tôt dans la littérature en écologie du paysage (Risser *et al.* 1984), la notion de complémentation n'est devenue centrale que plus récemment (Tscharntke *et al.* 2005b ; Tscharntke *et al.* 2007 ; Fahrig *et al.* 2011). La complémentation est définie comme l'utilisation par un organisme de ressources non-substituables fournies par différents couverts (Dunning *et al.* 1992). Pour bénéficier de ces ressources complémentaires, nécessaires mais disponibles à différents moments et/ou endroits, les individus doivent migrer d'un type de couvert à un autre (Dunning *et al.* 1992).

Ce type de processus a été largement décrit pour les ravageurs de cultures et leurs ennemis naturels, qui en règle générale passent l'hiver dans les couverts semi-naturels puis se nourrissent et se reproduisent dans les cultures (Sotherton 1984, 1985 ; Kromp 1999 ; Pywell *et al.* 2005 ; Griffiths *et al.* 2007 ; Chaplin-Kramer *et al.* 2011). Ainsi, de nombreux arthropodes doivent migrer de manière cyclique pour utiliser ces ressources nécessaires pour achever leur cycle de vie (Coombes & Sotherton 1986 ; Wissinger 1997 ; Tscharntke *et al.* 2005b). Des processus de complémentation ont également été montrés pour des espèces appartenant à d'autres groupes : oiseaux (Barbaro *et al.* 2008), chauve-souris (Ethier & Fahrig 2011), micromammifères (Ouin *et al.* 2000). Ce processus est important aussi pour les plantes, puisqu'une plante à fleur peut par exemple bénéficier d'un pollinisateur ayant utilisé des ressources alternatives dans un autre type de couvert (Tscharntke *et al.* 2012). Ces phénomènes de complémentation sont le plus souvent considérés entre les couverts semi-naturels et les cultures (Tscharntke *et al.* 2005b ; Rand *et al.* 2006 ; Tscharntke *et al.* 2007 ; Blitzer *et al.* 2012), mais des études récentes suggèrent que le processus de complémentation

pourrait également avoir lieu entre différents types de couverts cultivés car ils présentent des ressources éphémères et à des périodes différentes (Men *et al.* 2004 ; Carriere *et al.* 2006 ; Bressan *et al.* 2010 ; Burel *et al.* 2013 ; Vasseur *et al.* 2013). Les paysages composés de plusieurs types de couvert hébergent donc les espèces présentes dans chacun des couverts et des espèces supplémentaires ayant besoin de plusieurs types de couverts (Figure 4, Fahrig *et al.* 2011).

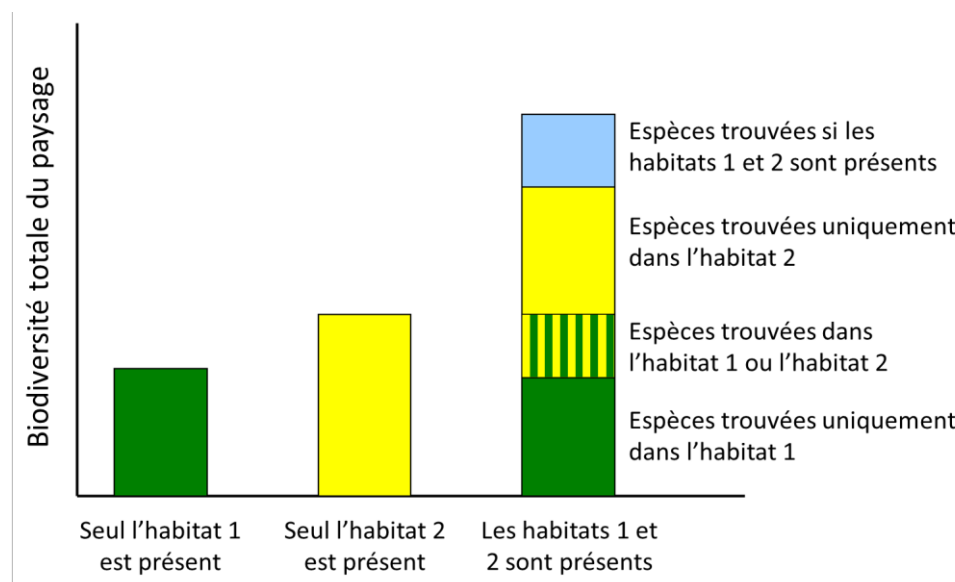


Figure 4. Illustration de l'effet de la complémentarité sur la biodiversité totale à l'échelle paysagère (d'après Fahrig *et al.* 2011).

C. Relation source-puits et effets dilution / concentration

Le processus de source-puits résulte de la différence de qualité entre deux habitats, les habitats de qualité inférieure (par ex. moins productifs ou plus perturbés) pouvant constituer des puits pour les habitats environnants de qualité supérieure (Dunning *et al.* 1992 ; Vasseur *et al.* 2013). Ainsi, il peut se créer des flux de migration depuis les habitats sources vers les habitats puits (Dunning *et al.* 1992 ; Dias 1996 ; Kleijn *et al.* 2011). Les flux de populations de ce type sont décrits par (Rand *et al.* 2006) comme des "spillovers resulting from productivity differences". Les populations présentes dans les habitats puits peuvent ne pas être autonomes et dépendre en grande partie des immigrants provenant des habitats sources (Dias 1996). La surface relative occupée par les habitats sources et les habitats puits dans un paysage peut être un élément important pour la dynamique des populations (Dunning *et al.* 1992).

Un effet dilution peut se produire lorsque la disponibilité des ressources (surface d'un habitat favorable) est supérieure aux besoins de la population totale (Tscharntke *et al.* 2012) qui se répartit à faible densité sur l'ensemble de l'espace disponible. Aussi, lorsqu'une ressource devient très abondante dans un paysage (par ex. dominance d'un même type de culture), cela peut se traduire par une réduction de la taille des populations locales observées (Holzschuh *et al.* 2010 ; Parsa *et al.* 2011 ; Vasseur *et al.* 2013). Cet effet dilution limite sans doute la compétition entre espèces et individus et permet le développement de la population totale. On observe parfois le phénomène inverse, lorsqu'une ressource est rare ou devient rare dans le paysage, la population s'y concentre (Tscharntke *et al.* 2012 ; Vasseur *et al.* 2013). Ces phénomènes de concentration-dilution sont donc liés à des dynamiques temporelles de la disponibilité des habitats.

III. Vers une approche globale des paysages agricoles

A. Mesure de l'hétérogénéité paysagère

1. Représentation paysagère

L'effet connu de l'hétérogénéité du paysage sur la biodiversité est principalement lié à l'effet des habitats non-cultivés. Ces habitats sont également les éléments paysagers les plus souvent étudiés. En effet, la plupart des études sur le paysage se sont focalisées sur la quantité et l'arrangement spatial de ces habitats semi-naturels, et l'espace cultivé a été considéré comme hostile ou neutre (Purtauf *et al.* 2005b ; Roschewitz *et al.* 2005 ; Tschardtke *et al.* 2005a ; Liira *et al.* 2008). Ces éléments permanents (bois, prairies permanentes, haies, friches, bordures de champs...) sont considérés comme indispensables pour le maintien de la diversité dans les paysages agricoles car ils jouent les rôles de sites d'hibernation, de refuges et de sources pour recoloniser les habitats ayant été perturbés (Sotherton 1984 ; Tschardtke *et al.* 2005b). Ainsi, un tel effet positif des habitats semi-naturels a été montré pour la diversité des plantes, des insectes, des araignées et des micromammifères (*e.g.* Benton *et al.* 2003 ; Burel *et al.* 2004 ; Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008). Le plus souvent la quantité des habitats semi-naturels a été utilisée seule comme un indicateur de l'hétérogénéité ou de la complexité paysagère (*i.e.* Thies *et al.* 2003 ; Tschardtke *et al.* 2005a). Cependant, certaines études ont également pris en compte explicitement leur organisation spatiale, montrant l'importance à la fois de la surface disponible et de la configuration de ces habitats (*e.g.* longueur des lisières des habitats semi-naturels: (Concepcion *et al.* 2012); indice de proximité des habitats semi-naturels : Hendrickx *et al.* (2007).

La prépondérance de l'approche paysagère basée sur l'opposition habitat semi-naturel vs. matrice agricole est à mettre en lien avec la dominance du paradigme habitat-matrice (Fahrig *et al.* 2011) et a conduit à la non prise en compte de l'hétérogénéité de l'espace cultivé. Dans cette approche, les différents éléments d'un paysage agricole sont distingués par rapport à l'usage des terres (land use) uniquement. Ainsi on différencie les éléments semi-naturels ou "plus naturels" des éléments utilisés pour la production agricole par rapport notamment à la fréquence et l'intensité des perturbations anthropiques (Fahrig *et al.* 2011). Cependant, de nombreux auteurs ont remis en cause la représentation des paysages par le simple modèle habitat-matrice, en montrant par exemple que la nature de la matrice, modifie la composition des communautés (Millan-Pena *et al.* 2003), influence les mouvements (Ricketts 2001 ; Cosentino *et al.* 2011) et la connectivité (Burel & Baudry 2005) entre taches d'habitat. Ainsi, il est maintenant admis que les espèces perçoivent le paysage de manière bien plus complexe (Fahrig *et al.* 2011). Cela conduit (Laurance 2008) à dire qu'au vu des avancées de l'écologie du paysage, la théorie de la biogéographie des îles sur laquelle repose la représentation habitat vs. matrice des paysages est "simplistic to the point of being cartoonish" ¹.

L'alternative à cette approche habitat / matrice est le concept de mosaïque paysagère, qui prend en compte la diversité des éléments du paysage (Duelli 1997 ; Fahrig *et al.* 2011). Cette approche permet d'intégrer l'hétérogénéité de composition et d'organisation de la mosaïque des cultures, mais également l'hétérogénéité des types d'habitats semi-naturels. Ainsi, la diversité des habitats (*i.e.* nombre de types de couvert), relative à la composition paysagère, a un effet positif sur la diversité des plantes, des vertébrés et des invertébrés (Robinson *et al.* 2001 ; Benton *et al.* 2003 ; Poggio *et al.* 2010 ; Woodcock *et al.* 2010). De plus, la configuration paysagère, mesurée par exemple par la longueur des lisières ou interfaces, influence les mouvements d'espèces entre taches d'habitats (Tschardtke *et al.* 2005b ; Rand *et al.* 2006 ; Brudvig *et al.* 2009 ; Blitzler *et al.* 2012 ; Concepcion *et al.* 2012 ; Tschardtke *et al.* 2012). L'intérêt de la représentation en mosaïque est de

¹ simpliste au point d'en être risible

pouvoir définir plusieurs types de lisières ou interfaces ayant potentiellement des rôles écologiques différents (Macfadyen & Muller 2013). Ainsi, les interactions entre différents couverts cultivés (*e.g.* complémentation) qui ont été peu étudiés jusqu'alors peuvent être envisagées. Cette représentation en mosaïque du paysage est donc plus globale et tient compte de l'hétérogénéité spatiale et de ses implications pour les processus écologiques. D'un point de vue fonctionnel, la catégorisation des couverts est un élément important. En effet, en fonction de l'espèce ou du groupe d'espèces considérés, les différents couverts peuvent être regroupés pour former des groupes ayant des fonctions et des effets similaires (Fahrig *et al.* 2011).

2. Effets confondus de l'hétérogénéité de composition et organisation

La question des effets confondus entre hétérogénéité de composition et d'organisation provient du constat qu'il y a souvent des corrélations fortes entre les descripteurs de ces deux composantes. Cela a été particulièrement discuté par rapport aux effets de la fragmentation. En effet, il a été montré que les études sur la fragmentation des habitats - qui est une combinaison des effets conjugués de la perte d'habitat et de l'isolement des fragments restants - ne distinguent pas le plus souvent ces deux composantes (Fahrig 2003 ; Ewers & Didham 2007). En effet, les variables utilisées pour mesurer l'isolement des habitats, telle que la distance moyenne entre taches voisines ou la densité de bordures, sont fortement corrélées avec la surface d'habitat (Figure 5, Fahrig 2003). Concernant l'approche "mosaïque paysagère", on retrouve la même corrélation entre hétérogénéité de composition et de configuration, puisque, par exemple, la diversité des habitats (descripteur de composition) est corrélée avec la taille moyenne des taches d'habitat (descripteur de configuration) (Fahrig *et al.* 2011 ; Pasher *et al.* 2013).

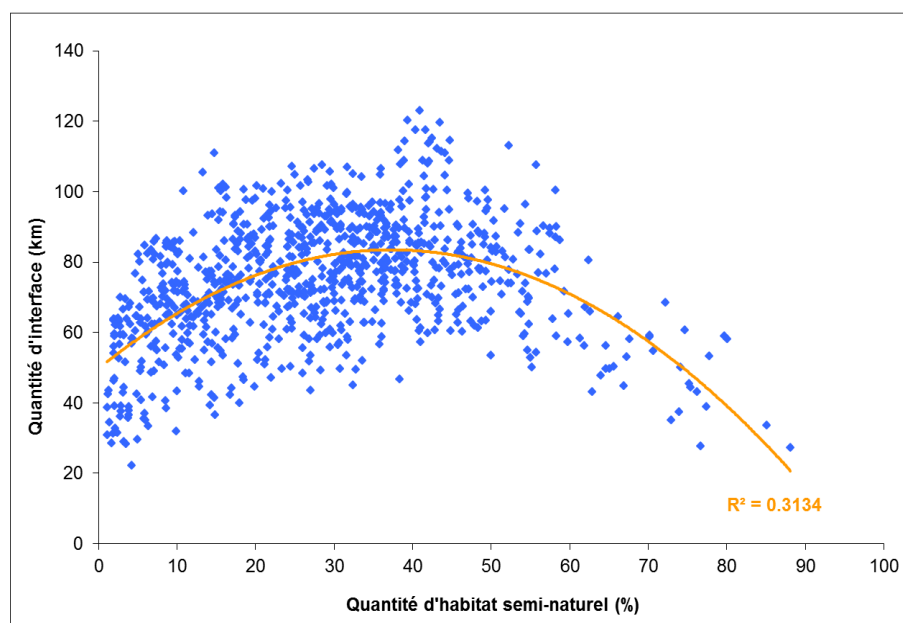


Figure 5. Longueur totale d'interfaces entre les habitats semi-naturels et les cultures en fonction de la proportion de surface en habitat semi-naturel. Chaque point représente un paysage. 1086 paysages agricoles de 3 km x 3 km du Nord-Est de l'Ille et Vilaine sont représentés. Les métriques ont été calculées à partir de données d'occupation du sol issu de télédétection (carte Costel Land Cover Hubert-Moy L. *et al.* 2012).

Les études sur l'hétérogénéité des paysages agricoles évaluent donc généralement la proportion des différents types de couverts (*e.g.* quantité d'habitat semi-naturel) – composition paysagère – sans considérer indépendamment leur arrangement spatial – configuration paysagère (Millan-Pena *et al.* 2003 ; Gabriel *et al.* 2005 ; Woodcock *et al.* 2010). Lorsque la configuration est explicitement considérée (*e.g.* Hendrickx *et al.* 2007 ; Holzschuh *et al.* 2010 ; Concepcion *et al.* 2012), les métriques utilisées sont corrélées avec les quantités d'habitats. Ainsi, même dans les études identifiant l'effet de la composition et de la configuration, leurs effets relatifs sont difficiles à discuter indépendamment.

Pourtant, il est crucial de pouvoir séparer les effets de la composition et de la configuration pour comprendre les mécanismes et processus qui affectent la diversité (Fahrig 2003 ; Ewers & Didham 2006) et pour diriger les moyens dédiés à la conservation de la biodiversité vers les actions les plus efficaces. En effet, selon que la composition ou l'organisation spatiale soit déterminante, ce ne sont pas les mêmes programmes d'aménagement qui seront privilégiés. C'est-à-dire que d'un côté on augmentera la proportion des habitats les plus importants tandis que de l'autre on créera une organisation spatiale particulière de ces habitats (Boitani *et al.* 2007 ; Lindenmayer & Fischer 2007 ; Smith *et al.* 2009). La décision d'implémenter l'une des deux options (ou une combinaison des deux), dépend donc des bénéfices (pour la biodiversité) et des coûts (*e.g.* pour les agriculteurs) de chacune des deux possibilités (Fahrig *et al.* 2011).

Pour s'affranchir de la corrélation "naturelle" entre les deux composantes, il est possible d'utiliser des méthodes statistiques, comme la partition de variance (*e.g.* Schweiger *et al.* 2005), mais ces approches tendent à biaiser l'estimation de l'importance relative des variables paysagères corrélées (Smith *et al.* 2009). L'utilisation d'un protocole pseudo-expérimental peut remédier à ce problème (Fahrig 2003 ; Bennett *et al.* 2006). En suivant cette approche, les paysages étudiés sont choisis de manière à ce que la corrélation entre les mesures de composition et de configuration soit minimisée (Pasher *et al.* 2013). Aujourd'hui, il y a encore peu d'exemples d'études de ce type (mais voir Ethier & Fahrig 2011 ; Flick *et al.* 2012). Déterminer les effets relatifs de la composition vs. la configuration est donc une question qui reste importante.

B. Mesure de la diversité au niveau du paysage (diversité gamma)

Une autre question importante de l'étude de l'effet du paysage sur la biodiversité concerne la manière de mesurer cette dernière. En effet, comme montré précédemment, la diversité peut se mesurer à divers niveaux d'organisation (voir § II.B.1.). Jusqu'à aujourd'hui, la plupart des études se sont mesurées la diversité locale en un point (diversité alpha), suivant ainsi l'approche "focal patch" (Figure 6a, voir Thornton *et al.* 2011 pour une revue). En procédant ainsi, c'est l'effet du paysage environnant sur la diversité de cette tache d'habitat particulière qui est étudié (Bennett *et al.* 2006 ; Ernoult & Alard 2011 ; Thornton *et al.* 2011), ignorant la biodiversité bêta. Pourtant, au regard des études qui ont déterminé la dominance de la contribution de la diversité bêta, dans une perspective de conservation, il est important de regarder la réponse globale de la biodiversité à un niveau supérieur d'organisation (Bennett *et al.* 2006). Bien qu'un certain nombre d'études ait évalué la diversité gamma, dans la plupart des cas, seule la diversité d'un seul type d'habitat du paysage a été prise en compte (Figure 6b). Dans ces études, plusieurs taches du même type d'habitat ont été échantillonnées (prairies : Dauber *et al.* 2003 ; bois : Radford *et al.* 2005 ; haies : Millan-Pena *et al.* 2003 ; Ernoult *et al.* 2006 ; cultures : Concepcion *et al.* 2012). Si cette méthode permet de prendre en compte la variabilité au sein d'un même type d'habitat (β Patch), elle ne reflète que partiellement la

diversité totale d'un paysage car les compositions spécifiques des communautés présentes dans les différents couverts d'une mosaïque paysagère sont variables (β Habitat).

La non prise en compte de la diversité des habitats peut biaiser la réponse observée de la biodiversité à l'hétérogénéité paysagère car les différents groupes d'espèces présents dans ces différents habitats peuvent avoir des réponses antagonistes. Par exemple, on a pu montrer que les haies peuvent jouer un rôle de corridors paysagers pour les carabes forestiers (Petit 1994) et avoir ainsi un effet positif pour la biodiversité de ce groupe d'espèces. Au contraire, ces mêmes haies sont aussi des obstacles à la dispersion d'autres espèces de carabes, associées aux cultures (Mauremooto *et al.* 1995 ; Thomas *et al.* 1998). Ainsi, un même contexte paysager peut avoir un effet positif ou négatif selon l'habitat, et la communauté associée qui est étudiée. C'est donc bien la réponse globale de la biodiversité d'un paysage qu'il est important de considérer pour identifier d'éventuelles mesures de gestion les plus appropriées.

Pour mesurer l'effet de l'hétérogénéité sur la diversité totale au niveau du paysage il faut évaluer la diversité de tous les types d'habitats présents de manière collective (Figure 6c). A ma connaissance, bien que l'évaluation de la diversité à l'échelle de la mosaïque présente un enjeu important en termes de conservation et d'aménagement des paysages, seuls Hendrickx *et al.* (2007) and (Liira *et al.* 2008) ont considéré plusieurs types d'habitat dans leur mesure de la diversité gamma (mais le premier n'a pas inclus de couverts cultivés). Ainsi, les effets de l'hétérogénéité sur la diversité gamma mesurée au niveau du paysage sont moins connus que ceux observés au niveau local. Ce constat ne s'applique pas aux études sur des taxons dont le mode d'échantillonnage est par nature multi-habitat, *e.g.* les points d'écoute pour les oiseaux peuvent être plus larges que les limites spatiales des habitats (*e.g.* Balent & Courtiade, 1992 ; Barbaro & van Halder, 2009).

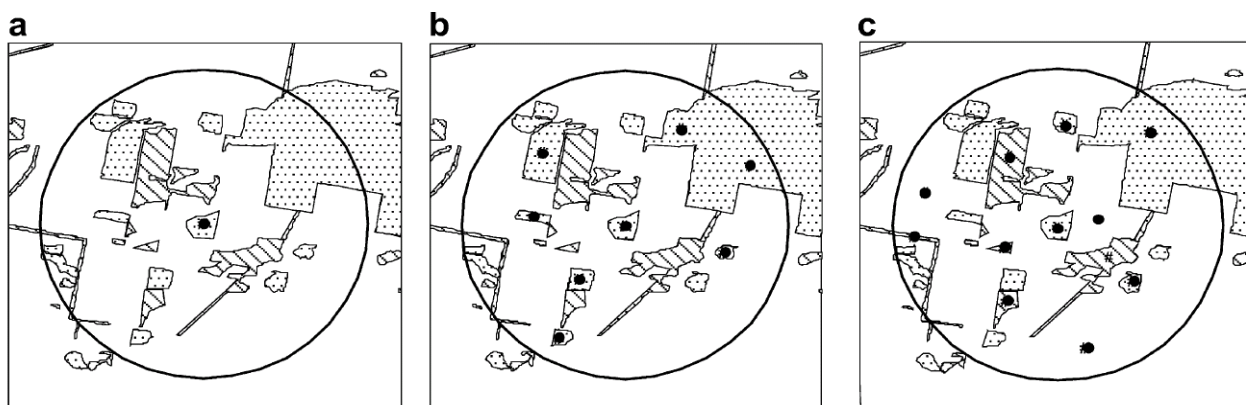


Figure 6. Comparaison des différentes approches de mesure de la biodiversité. (a) diversité alpha, mesurée localement sur une tache d'habitat, (b) diversité gamma mesurée sur plusieurs taches d'un même type d'habitat, (c) diversité gamma mesurée sur plusieurs taches de plusieurs types d'habitats (d'après Bennett *et al.* 2006).

Objectifs de la thèse : questions de recherche

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre les mécanismes qui déterminent la réponse de la biodiversité à l'hétérogénéité paysagère, en lien avec les processus écologiques opérant à ce niveau d'organisation. Cette question générale est abordée au regard de l'état de l'art présenté en introduction. Ainsi, deux questions principales sont soulevées :

- Quelle est le rôle des deux composantes de l'hétérogénéité spatiale, la composition et la configuration, pour la biodiversité ?

→ Nous cherchons à identifier les effets indépendants des deux composantes de l'hétérogénéité sur la biodiversité. En particulier, nous voulons déterminer le rôle des interfaces, ou lisières, entre habitats – configuration – indépendamment de la quantité (des surfaces) de ces habitats – composition.

- Quelle est le rôle de l'hétérogénéité de l'espace cultivé sur la biodiversité des paysages agricoles ?

→ Alors que souvent l'hétérogénéité des paysages agricoles est réduite aux habitats semi-naturels, le but de cette thèse est de considérer l'hétérogénéité de manière plus large en intégrant l'espace cultivé, c'est-à-dire, en considérant les différents couverts cultivés et non-cultivés et la diversité des interfaces entre ces couverts.

Pour répondre à ces questions il est nécessaire de définir à quelle biodiversité on se réfère, et en particulier, à quel niveau d'organisation on se place et nous avons choisi de s'intéresser principalement au niveau du paysage. Ainsi, l'objectif a été de caractériser les effets de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité "gamma paysage". Cependant, afin de mieux comprendre les réponses observées au niveau du paysage, nous avons également travaillé au niveau de la diversité "alpha habitat" (ensemble de parcelles de même habitat). Cette dernière approche a été utilisée pour discuter de la pertinence des représentations paysagères et pour étudier plus précisément la contribution des couverts de cultures annuels.

Bien que la thèse se positionne essentiellement sur une approche corrélative entre paramètres paysagers et biodiversité, nous chercherons également à déterminer les processus qui ont engendré ces effets. En mettant en relation des variables paysagères et de diversité, nous cherchons à mettre en évidence les processus sous-jacents. En particulier, l'effet indépendant des interfaces peut être mis en relation avec des processus tels que la dispersion et/ou la complémentarité. Ainsi, à travers les connaissances sur l'écologie des espèces et l'utilisation de traits fonctionnels, l'objectif de la thèse est de comprendre les processus écologiques agissant au niveau du paysage et qui sont importants pour la biodiversité.

Organisation de la thèse

Cette thèse débute par une introduction sur les choix qui ont été fait concernant les objets d'études et méthodologiques (Chapitre 1). Il s'agit d'une présentation (i) de la zone et des sites d'étude, (ii) des modèles biologiques qui seront étudiés (plantes vasculaires et coléoptère carabiques), (iii) du choix des interfaces comme indicateurs de l'organisation spatiale des paysages. Ce chapitre vise à exposer les éléments sur lesquels sont fondées les études qui ont été réalisées. Les chapitres suivants concernent la présentation des résultats obtenus à partir des différentes approches expérimentales et analytiques qui ont été mises en place au cours de ce travail (Figure 1).

Les chapitres 2 et 3 sont basés sur un même protocole expérimental dont le but a été de caractériser les effets de l'hétérogénéité du paysage sur la diversité gamma, mesurée au niveau du paysage, des plantes et carabes. Pour ces chapitres, nous avons considéré les habitats semi-naturels et la mosaïque cultivée. Dans le chapitre 2 (Figure 2), nous avons cherché à déterminer les effets indépendants des composantes de l'hétérogénéité (composition et organisation) sur la richesse et la composition des communautés de plantes et de carabes. Deux représentations paysagères sont comparées, *i.e.* habitat semi-naturels / matrice agricole vs. mosaïque de couverts. Ensuite, une approche fonctionnelle a été utilisée pour étudier le rôle du paysage en tant que filtre écologique (Chapitre 3). Dans ce chapitre, la réponse des espèces aux gradients d'hétérogénéité, basée sur une représentation en mosaïque des paysages, est associé à des traits d'histoire de vie en lien principalement avec la dispersion et la phénologie (Figure 3).

Le chapitre 4 est une étude centrée sur la contribution de la diversité des couverts cultivés à la biodiversité des carabes. Nous avons, avec un deuxième protocole expérimental, testé l'effet de la composition et de l'organisation spatiale des cultures annuelles sur les communautés de carabes des cultures, en particulier sur des processus de complémentation. Il s'agit également de comprendre comment la dynamique temporelle des couverts cultivés affecte la diversité.

Enfin, l'ensemble des conclusions sont mises en perspective dans une discussion générale. L'accent est mis sur les réponses apportées aux questions initiales par les expérimentations et les analyses mises en œuvre. Des pistes de recherches futures sont également proposées, en particulier sur des analyses complémentaires qui pourront être faites dans le prolongement de cette thèse.

- 1
- Effets indépendant de la composition et de la configuration ?
Quelle définition des couverts pour représenter le paysage ?

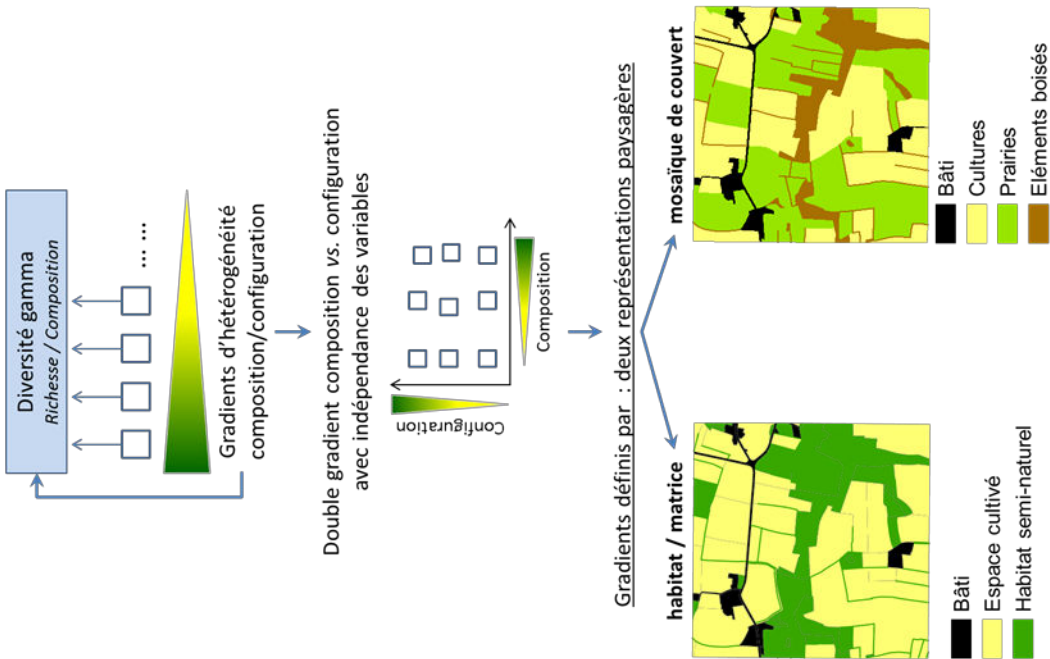


Figure 2 : Description de l'approche du chapitre 2

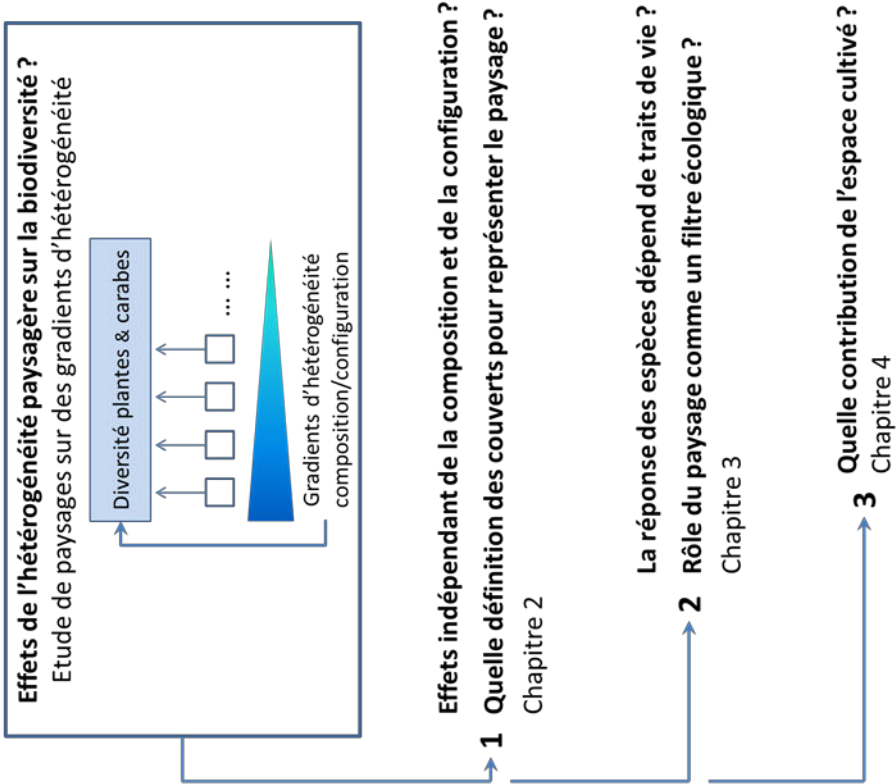


Figure 1 : Structure et question générales de la thèse.

2 La réponse des espèces dépend de traits de vie ? Rôle du paysage comme un filtre écologique ?

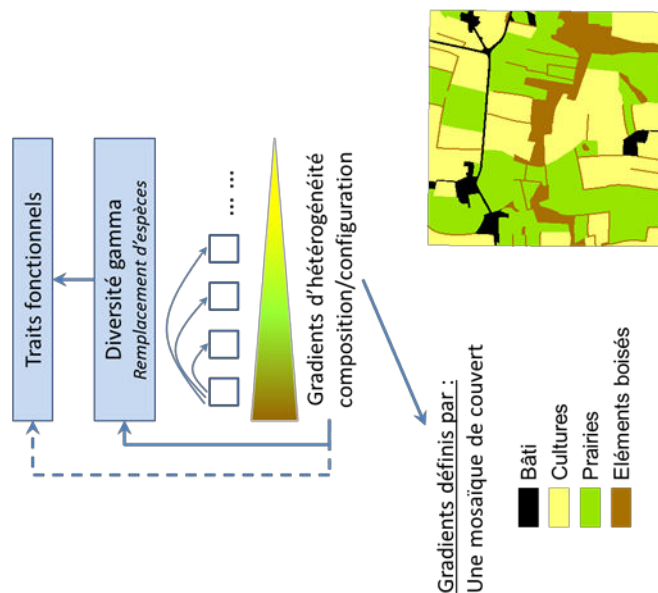


Figure 3 : Description de l'approche du chapitre 3

3 Quelle contribution de l'espace cultivé ?

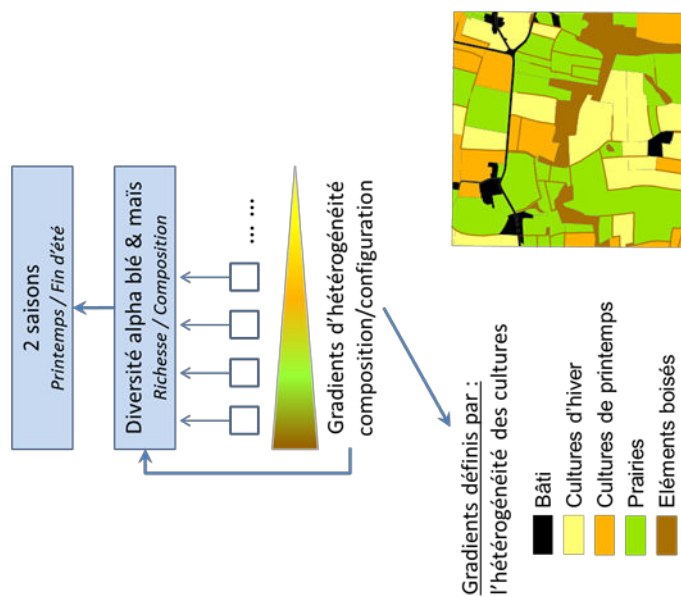


Figure 4 : Description de l'approche du chapitre 4

Chapitre 1



Introduction aux objets d'étude

Chapitre 1 : Introduction aux objets d'étude

I. Présentation de la zone et des sites d'étude

L'ensemble des résultats qui sont présentés dans cette thèse ont été obtenus à partir de données collectées dans la Zone Atelier Armorique (ZAA), située en Ile-et-Vilaine, dans la région Bretagne. L'objectif des recherches qui y sont menées est de comprendre les interactions entre société et environnement grâce à des dispositifs d'observation à long terme. La ZAA est intégrée au réseau des zone-ateliers de l'Institut Ecologie et Environnement (InEE) du CNRS et, au niveau international, dans le réseau LTER (Long Term Ecological Research). La ZAA est pilotée par l'OSUR (Observatoire des Sciences de l'Univers de Rennes) qui regroupe des laboratoires de recherche Rennais du CNRS, de l'INRA, des universités de Rennes 1 et 2 et d'Agrocampus Ouest. Ainsi, les recherches menées sur la ZAA sont fortement interdisciplinaires et concernent des champs d'étude aussi variés que l'identification de l'occupation des sols et des structures paysagères (Géographie / Télédétection), l'utilisation et la gestion des terres en lien avec les activités agricoles (Agronomie), la biodiversité aquatique et terrestre (Ecologie), les flux biogéochimiques et transfert (Géologie / Hydrologie), les instruments juridiques en matière d'environnement (Droit), etc... La thématique phare de l'OSUR est la dynamique des paysages.

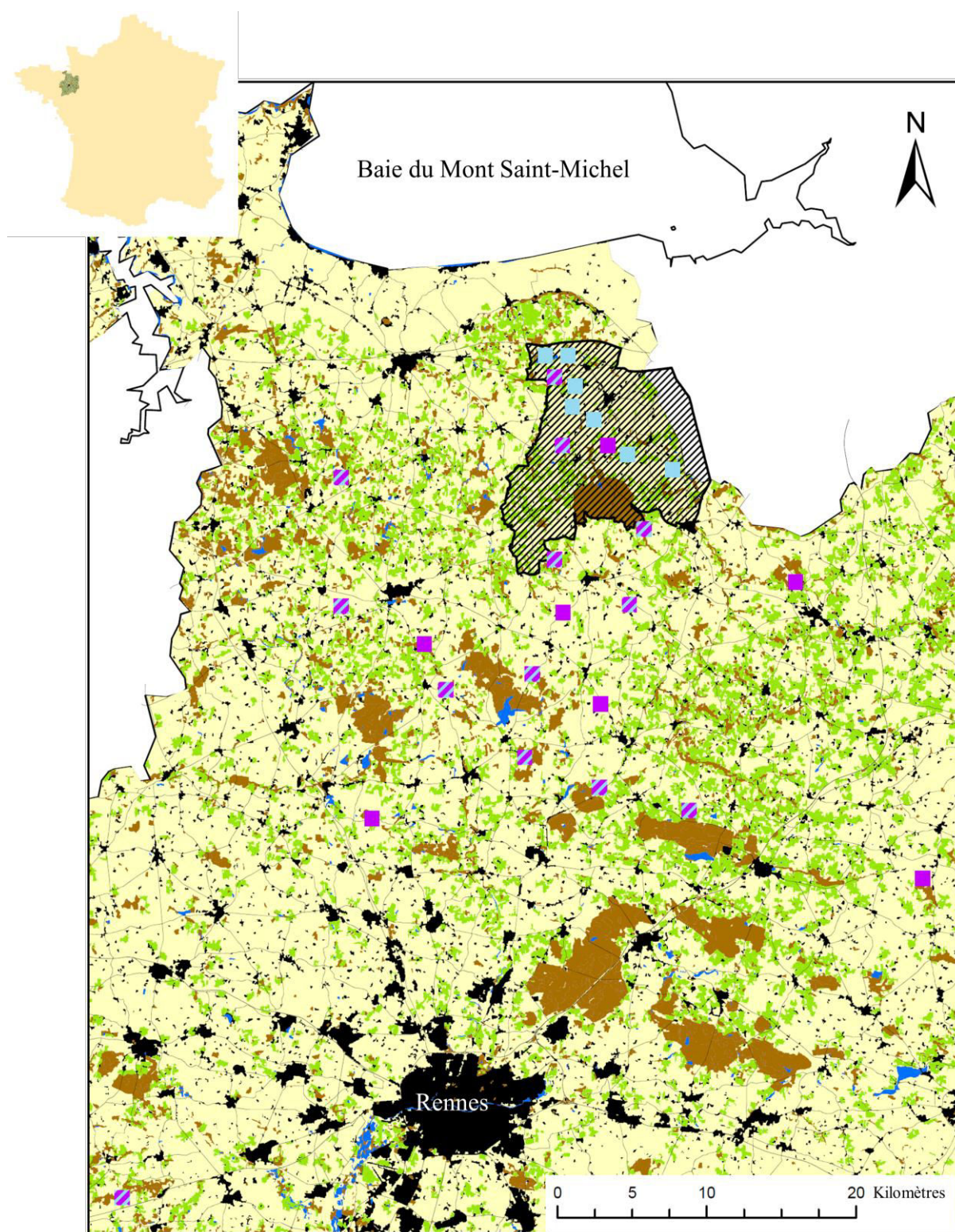
Le site atelier de Pleine Fougères, à l'origine de la Zone Atelier Armorique couvre une zone de 15 000 ha au sein de la communauté de communes de la Baie du Mont Saint Michel (Figure 1). Il s'agit d'une zone agricole bocagère de polyculture et d'élevage, en particulier laitier. Les assolements sont constitués principalement de prairies, de cultures de maïs (ensilage) et de céréales d'hiver (blé et orge) en proportion approximativement équivalente (3 tiers). On trouve également ponctuellement du colza. La commune de Pleine Fougères, a fait l'objet d'un remembrement important, les autres non, ce qui a créé un gradient important de paysages allant d'un bocage dense avec des parcelles petites bordées de haies à un paysage plus ouvert (cf. photographie ci-après). En 2011, le site a été étendu de manière significative jusqu'à la ville de Rennes qui constitue ainsi un observatoire de milieu urbain (Figure 1). Pour ce qui est du gradient de paysage agricole, l'extension de la zone géographique permet de couvrir une gamme plus contrastée de paysages, tout en restant sur des systèmes d'exploitation agricoles de polyculture – élevage et des conditions pédoclimatiques relativement homogènes. Ainsi, l'ensemble de la zone repose sur un socle cristallin ancien (massif armoricain) et bénéficie d'un climat tempéré océanique. Les précipitations (750 mm) sont réparties sur toute l'année avec un pic à l'automne, les hivers sont doux (6°C en moyenne) et les été frais (18.2°C en moyenne).

Dans cette zone géographique nous avons sélectionné des sites d'études, c'est-à-dire des paysages de 1km². Afin de s'affranchir des "common statistical 'pitfalls' associated with sub-optimal study design" (Eigenbrod *et al.* 2011), nous avons utilisé une approche pseudo-expérimentale plutôt qu'une sélection aléatoire de paysages (Pasher *et al.* 2013). A partir de données cartographiques issues de télédétection, nous avons sélectionné des paysages agricoles non-superposés, de manière à minimiser la corrélation entre les descripteurs de composition et de configuration tout en maximisant l'étendue de ces gradients. La diversité gamma a été étudiée sur un premier groupe de 20 paysages (chapitre 2 et 3) sélectionnés sur des descripteurs de l'hétérogénéité totale du paysage. Un second groupe de 20 paysages a été sélectionné selon l'hétérogénéité de la mosaïque cultivée pour l'étude des communautés de carabes de cultures (chapitre 4). 13 paysages sont communs aux deux groupes (Figure 1). (Plus de détails sur les sélections sont donnés dans les chapitres 2 et 4).

² pièges statistiques usuels associés aux plans expérimentaux sub-optimaux



Photographies aériennes obliques de trois paysages de la Zone Atelier Armorique illustrant le gradient d'ouverture des paysages de gauche à droite.



Légende







	Zone de Pleine-Fougère		Surface bâtie		Surface en culture
	Surface en eau		Surface boisée		Prairie Permanentes

Figure 1. Carte de la Zone-Atelier Armorique. Les carrés indiquent la position des 20 sites d'étude étudiés dans les chapitres 2 et 3 (violets), et les 20 sites d'études étudiés dans le chapitre 4 (bleu ciel). 13 sites sont communs aux deux groupes de paysages (double couleur). Occupation du sol d'après la carte Costel Land Cover (Hubert-Moy L. et al. 2012).

II. Choix des groupes étudiés

Nous avons choisi d'étudier deux groupes taxonomiques distants afin de comparer leurs réponses à l'hétérogénéité paysagère : les coléoptères carabiques et les plantes vasculaires. Au-delà de leur importance pour la biodiversité "ordinaire" des paysages agricoles, ces deux groupes sont des composantes importantes pour le fonctionnement des écosystèmes et peuvent contribuer aux services éco-systémiques. Les carabes sont, pour la plupart, des prédateurs de nombreux ravageurs de cultures, en particulier les pucerons (Kromp 1999 ; Holland 2002) et sont donc considérés comme jouant un rôle pour le contrôle biologique. Ils constituent également une ressource alimentaire non négligeable pour les oiseaux et les petits mammifères (Holland 2002). Pour les plantes, il a été démontré que la diversité floristique avait un effet positif sur la production de biomasse (Tilman *et al.* 2001b). D'autre part, les plantes vasculaires constituant le premier maillon de la chaîne alimentaire, la diversité des communautés de plantes influence la diversité d'autres groupes tels que les papillons, carabes, abeilles et araignées (*e.g.* Jeanneret *et al.* 2003 ; Billeter *et al.* 2008). En effet, la diversité floristique affecte directement les espèces phytophages qui à leur tour peuvent contribuer au maintien de leurs ennemis naturels. Ainsi, en contribuant à la diversité, par exemple des communautés d'insectes, la diversité floristique peut également jouer un rôle direct ou indirect sur des services écosystémiques comme le contrôle biologique ou la pollinisation.

En plus d'être deux groupes écologiquement importants pour les agro-écosystèmes, les carabes et les plantes sont des modèles pertinents pour l'étude des effets du paysage sur la biodiversité car on sait qu'ils sont sensibles à l'hétérogénéité paysagère. Ainsi, il a été montré que la composition et la richesse des communautés de carabes et de plantes répondent à la quantité d'habitats semi-naturels (Jeanneret *et al.* 2003 ; Millan-Pena *et al.* 2003 ; Aviron *et al.* 2005 ; Billeter *et al.* 2008) ou aux gradients d'intensification agricole (*e.g.* Burel *et al.* 1998). Par ailleurs, les plantes et les carabes sont des groupes dont l'écologie est bien documentée comme l'atteste l'existence de bases de données internationales sur les traits de vie des plantes (*e.g.* Bioflor, LEDA) et de références relativement complètes sur l'écologie des carabes (Kromp 1999 ; Cole *et al.* 2002 ; Holland 2002). Ainsi, il est reconnu que ces deux taxa présentent une grande variabilité au sein des traits écologiques et morphologiques, ce qui permet d'étudier la réponse aux gradients paysagers de nombreux groupes fonctionnels. Ainsi, il a été montré que la réponse aux paysages des espèces de plantes et carabes est conditionnée par les caractéristiques morphologiques et/ou physiologiques en lien avec, par exemple, la capacité de dispersion ou la phénologie (Carabes : Purtauf *et al.* 2005a ; Purtauf *et al.* 2005b ; Hendrickx *et al.* 2009 ; Ekroos *et al.* 2010 ; Plant : Tremlova & Munzbergova 2007 ; Liira *et al.* 2008). Cette approche fonctionnelle permet de faire le lien entre la réponse au gradient de paysages et les mécanismes écologiques qui ont généré cette réponse.

La variabilité des préférences écologiques des différentes espèces de carabes et de plantes est également à mettre en relation avec la présence de ces taxa dans tous les types d'habitat des paysages agricoles depuis les espèces dites forestières aux adventices et carabes de cultures. Cette présence dans tous les types de couverts permet de comparer les habitats entre eux (diversité beta) et donne du sens au fait de s'intéresser à la diversité gamma.

III. Choix des interfaces comme indicateur de l'organisation spatiale des paysages

Entre les taches de différentes natures il y a des zones de transition (ou écotones) qui peuvent être plus ou moins abruptes ou graduelles selon le degré de perturbation du paysage considéré (Forman & Godron 1981). Dans les paysages agricoles, fortement perturbés, ces bordures sont le plus souvent nettes ("sharp") et définies par les agriculteurs (Forman & Godron 1981 ; Macfadyen & Muller 2013). Nous utiliserons les termes "interface" ou "lisière" qui reflètent plus clairement la notion de délimitation nette, plutôt que le terme "bordure" parfois utilisé pour parler d'une zone plus ou moins large entre deux habitats (e.g. "bordure herbeuse"). Une interface est donc une délimitation nette, c'est-à-dire une ligne de séparation, entre deux types de couverts (cf. photographie de deux types d'interfaces ci-après). La diversité des couverts, cultivés ou non, présents dans les paysages agricoles, génèrent ainsi une diversité de types d'interfaces qui sont différentes en termes de structure et de fonction pour la biodiversité (Macfadyen & Muller 2013).

Les interfaces jouent un rôle majeur dans les processus écologiques tels que la dispersion ou la complémentation. En effet, les mouvements entre taches se font au travers des interfaces selon les capacités et le comportement de dispersion des organismes (Tremlova & Munzbergova 2007 ; Cosentino *et al.* 2011). L'écologie du mouvement des plantes est plus complexe que pour les animaux car il dépend de la quantité et du comportement d'un vecteur de dispersion comme les animaux ou le vent (Damschen *et al.* 2008), mais les interfaces agissent également sur le mouvement des plantes (Brudvig *et al.* 2009 ; Concepcion *et al.* 2012). De ces mouvements résulte le phénomène de "spillover", c'est-à-dire de colonisation des taches d'habitat à partir des taches adjacentes. Si les interfaces entre milieux semi-naturels et espaces cultivés ont été les plus étudiées, la diversité des types d'interfaces, y compris entre les différents couverts cultivés, est susceptible de jouer un rôle déterminant pour la circulation des espèces au sein des paysages (Macfadyen & Muller 2013 ; Vasseur *et al.* 2013). Cependant, les interfaces peuvent également avoir des effets négatifs sur la biodiversité. En effet, les interfaces sont aussi des indicateurs de la fragmentation *per se* des habitats (isolement) (Fahrig 2003). De plus, les interfaces créent des "effets lisières" qui peuvent altérer la qualité de certains habitats. Ces effets de lisière incluent par exemple, l'utilisation d'herbicides ou de fertilisants sur les lisières des bois adjacents aux cultures (Kleijn & Snoeiijing 1997 ; Kleijn & Verbeek 2000 ; Le Coeur *et al.* 2002).

L'arrangement spatial des habitats dans une mosaïque paysagère détermine la nature, la diversité et la longueur des interfaces entre habitats. Ainsi, les interfaces sont souvent utilisées pour mesurer l'hétérogénéité de configuration (Fahrig 2003). Parmi les différents indices disponibles, la longueur des différents types d'interfaces est une manière explicite de relier l'organisation spatiale des paysages aux processus de "spillover" ou d'effet lisières tout en tenant compte de la nature des différentes interfaces. C'est donc cette mesure de l'hétérogénéité de configuration que nous avons utilisée dans cette thèse.



Photographie d'interfaces couramment trouvées dans les paysages agricoles de la Zone Atelier Armorique, interfaces prairie-culture à gauche et interfaces culture-élément boisé à droite.

Chapitre 2

—

Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité gamma :

comparaison de deux représentations paysagères

Chapitre 2 : Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité gamma : comparaison de deux représentations paysagères

Introduction

Une question importante qui se pose lorsque l'on étudie l'effet de la structure du paysage sur la biodiversité et les processus écologiques est la manière de représenter (ou cartographier) les paysages car la relation entre ces deux "ensembles" en dépend (Le Coeur *et al.* 2002). On trouve dans la littérature deux grands types de représentation paysagère : la première oppose taches d'habitat et matrice, la seconde prend en compte la diversité de la mosaïque. Le plus souvent les paysages agricoles sont représentés en distinguant, d'une part, les éléments semi-naturels, considérés comme des "habitats", et, d'autre part, l'espace cultivé ("Farmlands"), qui est vu comme une zone hostile ou une "matrice" neutre (Purtauf *et al.* 2005a ; Roschewitz *et al.* 2005 ; Tscharntke *et al.* 2005a ; Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008 ; Liira *et al.* 2008 ; Concepcion *et al.* 2012). Cette approche est basée sur le paradigme habitat / matrice qui ignore l'hétérogénéité de la matrice agricole et pour lequel les habitats semi-naturels sont différenciés de l'espace cultivé car ils présentent une fréquence et une intensité de perturbations anthropiques moindres (Fahrig *et al.* 2011). En alternative à cette représentation, on peut représenter les paysages sous la forme d'une mosaïque (Duelli 1997) où différents types d'occupation du sol (couverts) sont déterminés en fonction de la perception que les organismes étudiés en ont (hétérogénéité fonctionnelle, (Fahrig *et al.* 2011). Cette représentation des paysages peut être définie, par exemple, en fonction des différents types de végétation (*e.g.* Aviron *et al.* 2005 ; Ernoult *et al.* 2006). Dans cette représentation en mosaïque, chaque catégorie de couvert a des propriétés distinctes et un rôle propre sur la diversité. Ainsi, on considère que la diversité des couverts augmente la diversité totale au niveau du paysage car chacun des couverts bénéficie à des groupes d'espèces différents (diversité bêta, (Diekötter *et al.* 2008 ; Tscharntke *et al.* 2012). Par ailleurs, de nombreuses espèces réalisent une complémentarité entre habitats (Sotherton 1985 ; Quin *et al.* 2000 ; Barbaro *et al.* 2008) ; elles dépendent donc de plusieurs habitats et de la possibilité de mouvement entre eux (Tscharntke *et al.* 2005b ; Rand *et al.* 2006). Ainsi, la diversité totale mesurée au niveau du paysage (diversité gamma) augmenterait avec la diversité des couverts (composition) et la complexité de leur organisation spatiale (configuration, Fahrig *et al.* 2011).

Quelle que soit la représentation paysagère considérée, la composition paysagère et la configuration paysagère sont deux composantes de l'hétérogénéité qui sont fortement corrélées (Fahrig 2003 ; Fahrig *et al.* 2011). Or, pour comprendre les mécanismes ou processus écologiques impliqués dans le maintien de la biodiversité et prendre les mesures de protection adéquates, il est nécessaire de distinguer les effets confondus de la composition et de la configuration (Fahrig 2003 ; Boitani *et al.* 2007 ; Ewers & Didham 2007 ; Fahrig *et al.* 2011).

Les objectifs de ce chapitre sont (i) d'évaluer les effets indépendants de l'hétérogénéité de composition et de configuration sur la biodiversité des carabes et des plantes et (ii) de comparer deux représentations paysagères basées d'une part sur une approche habitat semi-naturel / matrice agricole et d'autre part sur une représentation de mosaïque paysagère. La Partie I est consacrée à l'étude indépendante des composantes de composition et de configuration des habitats semi-naturels, tandis que dans la Partie II, ces composantes sont mesurées pour une représentation en mosaïque. Ces deux approches paysagères sont discutées dans la partie III.

Méthodes

Deux représentations paysagères ont été choisies pour tester l'effet de la composition et de la configuration sur la diversité gamma des coléoptères carabiques et des plantes vasculaires. Pour la représentation habitat / matrice, ces descripteurs ont été mesurés sur les habitats semi-naturels incluant les éléments boisés, haies et prairies permanentes. Pour une représentation en mosaïque et plus fonctionnelle des paysages, les couverts ont ensuite été regroupés par type de végétation, *i.e.* éléments boisés (bois + haies), prairies (permanentes et temporaires) et cultures annuelles (céréales d'hiver et maïs). Les mêmes sites d'étude et les mêmes données d'échantillonnage ont été étudiés selon les deux approches.

Afin de déterminer les effets indépendants des deux composantes de l'hétérogénéité paysagère, nous avons mis en place un protocole pseudo-expérimental. En effet, nous avons sélectionné 20 paysages carrés de 1km de côté (soit 1km²) dans la Zone Atelier Armorique (cf. Chapitre 1) de manière à limiter la corrélation entre les descripteurs de composition et les descripteurs de configuration. Les détails de la méthode de sélection des sites sont décrits dans la partie I.

Dans chacun de ces paysages, les carabes et les plantes ont été échantillonnés dans 2 réplicats de 5 couverts (bois, haies, prairies permanentes et temporaires, céréales d'hiver). Les données de ces dix points d'échantillonnage ont ensuite été poolées pour obtenir la diversité gamma multi-habitat de chaque paysage. Pour représenter les différents aspects des communautés, nous avons utilisé plusieurs indices de diversité : richesse spécifique (nombre d'espèces), équitabilité (dominance relative entre espèces) et dissimilarité (composition en espèces).

Partie I : Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité gamma - représentation habitat semi-naturel / matrice

1. Introduction

Often used as a surrogate for landscape heterogeneity or complexity (*e.g.* Thies *et al.* 2003 ; Tscharntke *et al.* 2005a), the amount of semi-natural cover in an agricultural landscape, a descriptor of landscape composition, has been shown to exert a positive effect on vascular plants, insects, spiders, birds, and small mammals found there (*e.g.* Benton *et al.* 2003 ; Burel *et al.* 2004 ; Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008). Therefore, these permanent or semi-permanent cover types such as hedgerows, woodlands or permanent grasslands are expected to play an essential role in maintaining biodiversity in many cultivated areas by providing over-wintering sites, food resources, refuges, and source populations for re-colonisation of disturbed habitats (Tscharntke *et al.* 2005a ; Chaplin-Kramer *et al.* 2011). In addition, an increasing literature underlines the importance of edges between semi-natural covers and crops, which is a measure of landscape configuration, as they have been shown to enhance local animal and plant species movements and spillovers between adjacent patches (Tscharntke *et al.* 2007 ; Brudvig *et al.* 2009 ; Blitzer *et al.* 2012 ; Concepcion *et al.* 2012). These movements resulting from productivity differences, complementary resources use and temporally shifting resources (Rand *et al.* 2006) are important for habitat complementation, source-sink relationships (Dunning *et al.* 1992) and recolonization processes, *i.e.* metapopulation functioning (Hanski 1999). These spillover have been largely described from semi-natural habitat to crop fields, but may also occur from crop fields to semi-natural elements (Tscharntke *et al.* 2005b ; Rand *et al.* 2006 ; Tscharntke *et al.* 2007 ; Blitzer *et al.* 2012 ; Tscharntke *et al.* 2012).

Commonly, studies evaluate the proportion of semi-natural covers – landscape composition – without considering independently its spatial arrangement – landscape configuration – (Millan-Pena *et al.* 2003 ; Gabriel *et al.* 2005 ; Woodcock *et al.* 2010). When the configuration of semi-natural habitats is explicitly considered (*e.g.* Hendrickx *et al.* 2007 ; Holzschuh *et al.* 2010 ; Concepcion *et al.* 2012), the landscape metrics used to measure it (*e.g.* proximity index, or total edge length) are usually correlated with habitat amount (Fahrig 2003). Thus, the relative effects of composition and configuration are difficult to estimate independently (Fahrig 2003 ; Ewers & Didham 2006). However, this is an important question to address to know if conservation scheme should be aimed at increasing the amount of semi-natural habitats in landscapes or dedicated to create a particular spatial pattern of them (Boitani *et al.* 2007 ; Lindenmayer & Fischer 2007 ; Smith *et al.* 2009).

We conducted a mensurative experiment to determine the relative and independent effects of the amount of semi-natural cover (*i.e.* landscape composition) and the length of edge between semi-natural cover and farmland (*i.e.* landscape configuration) on biodiversity. We selected twenty 1km² landscapes in an agricultural region of western France, minimizing correlation between the two parameters. Within each landscape we surveyed carabid beetle and vascular plant multi-habitat gamma diversity, using a stratified hierarchical sampling design (Crist *et al.* 2003 ; Bennett *et al.* 2006 ; Diekotter *et al.* 2008). It has already been shown that carabid beetle and plant richness and composition respond to the amount of semi-natural cover in agricultural landscapes (Jeanneret *et al.* 2003 ; Millan-Pena *et al.* 2003 ; Aviron *et al.* 2005 ; Billeter *et al.* 2008), which make them appropriate species groups for this study.

2. Method

2.1. Study area

The study was located in an agricultural area in the Ille-et-Vilaine department (6 775 km²), Brittany, western France. The area is dominated by mixed dairy farming and cereal production. The farmlands are interspersed with woody elements (woodlands and hedgerows), and are comprised of annual crops (mostly winter cereals but also maize), and temporary and permanent grasslands.

2.2. Land-cover data

Land cover was originally created from remote sensing data. An object oriented classification from Landsat TM5 imagery (1ha resolution) was the main source, and permanent grasslands were extracted from a temporal series of MODIS images (Lecerf 2008). For the hedgerow network we used data from BD Topo © IGN at 50 cm resolution (COSTEL Land-cover map, Hubert-Moy L. *et al.* 2012). The selection of study sites explain below was based on these remote sensing data, but these data did not differentiate farmland cover types except permanent grasslands, and were taken in years previous to the actual surveys. Therefore, to obtain an accurate description of each selected landscape, we conducted a field survey, and recorded the current land-covers on ArcGIS 9.2 (ESRI). All landscape parameters used in the statistical analyses were then computed from these more precise maps.

2.3. Landscape selection

The map from remote sensing data was divided into square moving windows of 1 km², using Chloe 3.1 (Baudry *et al.* 2006), a routine especially designed for landscape heterogeneity analysis and screening (Baudry & Denis 1995). Within each window / landscape we computed the proportion of each cover type based on the number of pixels and the length of edge between each cover type combination was measured based on the number of pairs of adjacent pixels (excluding diagonal adjacency). From among all candidate landscapes, we selected landscapes with less than 5% of land covered by roads, built-up area and water and with at least 2% of woodlands and 2% of permanent grassland to ensure that every landscape contained these cover types. We chose landscapes with similar amounts of woodlands and permanent grasslands ($|\% \text{ Woodlands} - \% \text{ Permanent Grasslands}| < 10\%$) to avoid an effect due to the dominance of a particular cover type. In addition, each selected landscape was embedded within a larger area (3km x 3km) with a similar composition ($< 10\%$ difference in any cover type), to ensure that landscape-scale effects would be similar at all biodiversity sampling points.

Finally, we selected twenty non-overlapping landscapes across which the correlation between the percentage of semi-natural cover and the length of edge between semi-natural cover and crops was minimized, while maximizing the range of values over each of these gradients (Figure 1 and 2).

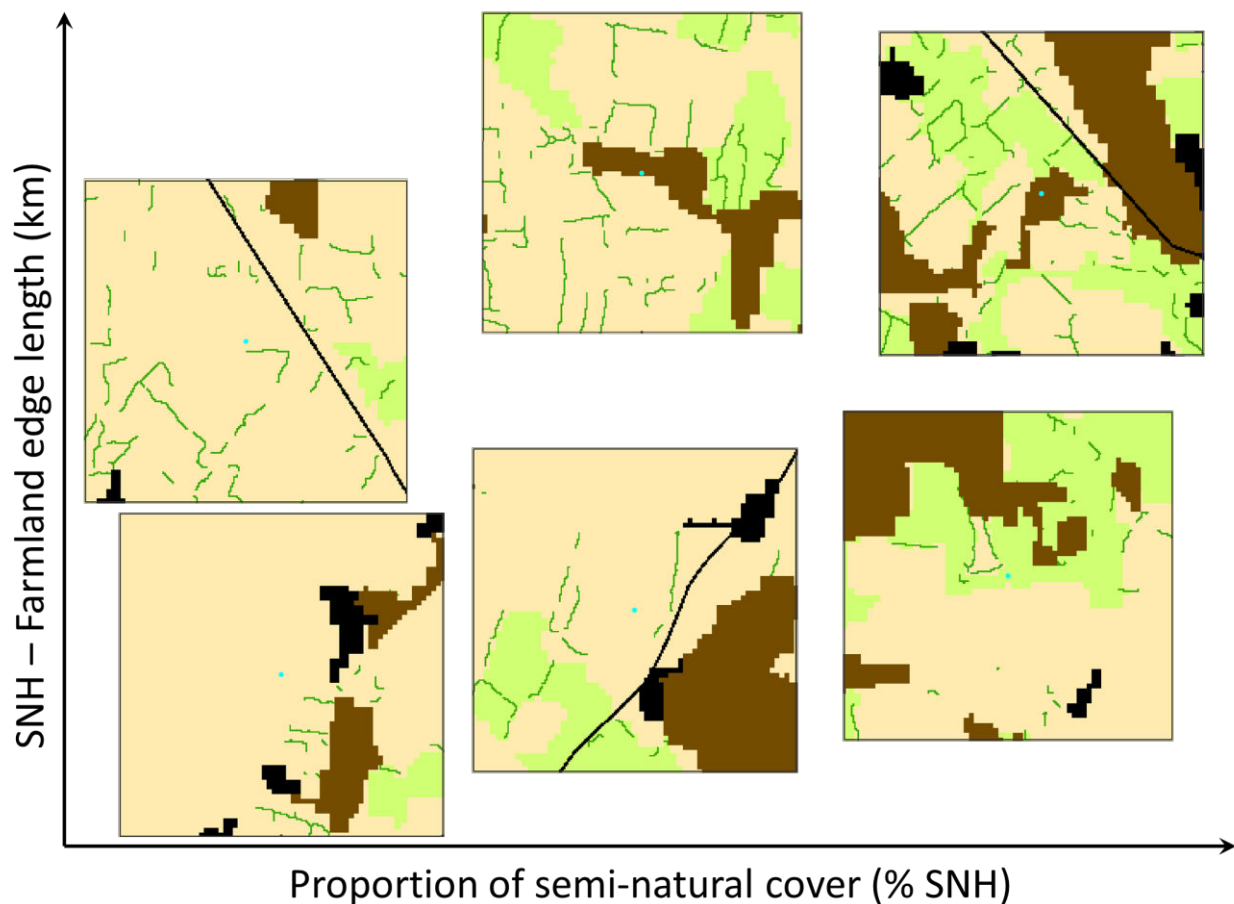


Figure 1. Map of six of the 20 selected 1km² landscapes. These landscapes illustrate the four extreme positions and intermediate level on the gradients. Legend: black = built-up areas; dark brown = Woodland; green = Permanent grassland ; dark green = Hedgerows ; light brown = farmland (annual crops and temporary grasslands). Data source: Costel Land Cover (Hubert-moy et al., 2012).

2.4. Landscape descriptors

We defined semi-natural cover as woodlands, hedgerows, and permanent grasslands, *i.e.* areas used as grassland for at least the past ten years, following the commonly used categorization of cover types in agricultural landscapes (*e.g.* Bengtsson *et al.* 2005 ; Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008 ; Holzschuh *et al.* 2010). The amount of semi-natural cover was used as the landscape composition descriptor and the total length of edge between semi-natural cover and farmland as the landscape configuration descriptor (Table 1). The landscape selection resulted in minimizing the correlation between these two descriptors ($r_s = -0.24$), while maximizing their range of values (Figure 2).

Table 1. Landscape descriptors, description, mean, minimum (Min.) and maximum (Max.) values across the 20 selected landscapes. Semi-natural habitat = hedgerow + woodlands + permanent grassland; Farmland = all crops including temporary grasslands. Edge lengths are expressed in kilometres (km).

Descriptors	Description	Mean	Min.	Max.
% SNH	proportion of semi-natural habitats area	34.3	18.7	53.8
SNH - Farmland	length of edge between SNH and farmlands	11.0	5.5	17.3

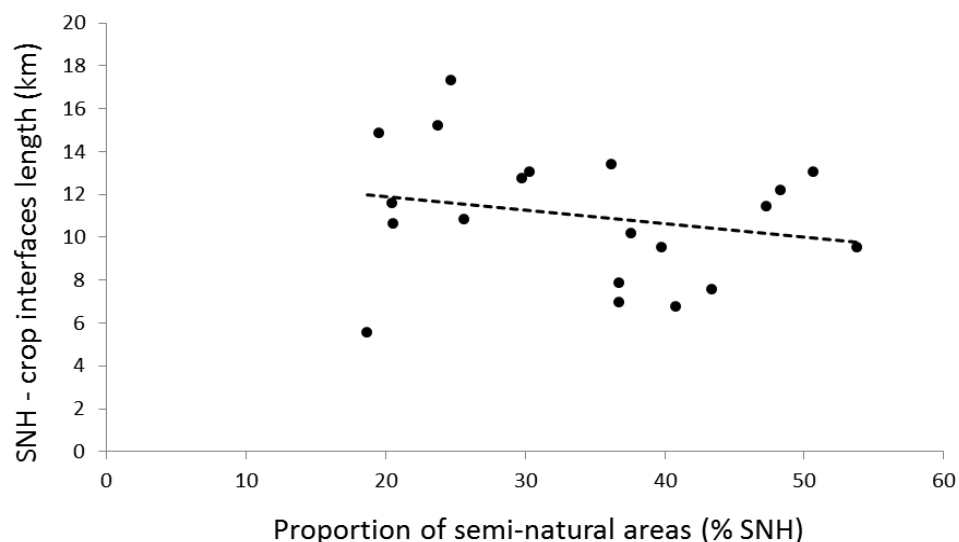


Figure 2. Total length of edge between semi-natural cover and farmland (km) plotted against the proportion of the landscape in semi-natural cover. Points are the 20 selected landscapes. Dotted lines represent the least squares relationships (not significantly different from zero: $r_s = -0.24$).

2.5. Gamma diversity assessment

2.5.1. Sampling design

Assessing multi-habitat gamma diversity at the landscape scale requires a hierarchically stratified sampling design (Bennett *et al.* 2006 ; Diekotter *et al.* 2008). In each selected landscape, five cover types (woodland, hedgerow, permanent grassland, temporary grassland, and winter cereal) were sampled. Two patches of each cover types were sampled in each landscape, resulting in ten sample points per landscape (Figure 3). These patches were chosen randomly, but subject to constraints of farmer authorizations to access fields and hedgerows and ease of accessibility ease. Data from the ten sample points in each landscape were pooled to obtain the total gamma diversity at the landscape scale, *i.e.* the multi-habitat gamma diversity. Carabids were sampled using two pitfall traps per patch at six sampling periods to cover the two main carabid emergence seasons (spring and late summer). Herbaceous plant species were sampled using three quadrats per patch distributed along transects from the margin to the centre of the patch.

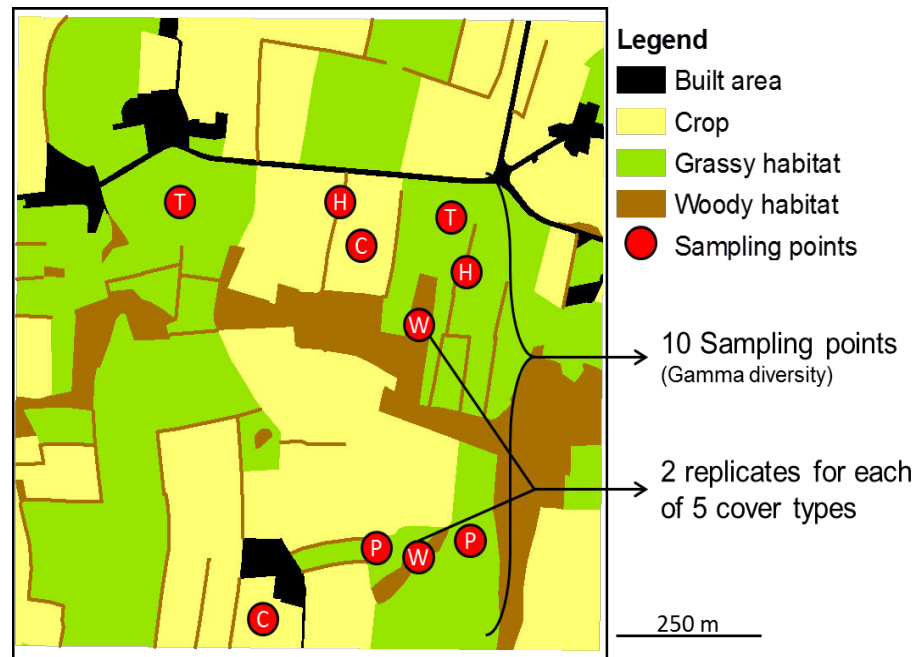


Figure 3. Representation of the hierarchical sampling design for one of the 1 km² selected landscapes. The sampled cover types are W: woodland, H: hedgerow, P and T: permanent and temporary grassland and C: winter cereal crop.

2.5.2. Sampling methods

Carabid beetles were sampled using two pitfall traps per patch. The traps were positioned 10 m from the patch margins. Traps were collected every two weeks, after being open for seven consecutive days. There were two sampling seasons: from May to June 2011 (containing four sampling periods), and September 2011 (containing 2 sampling periods), except for winter cereal patches, which were harvested in July. This sampling regime was designed to encompass the two main seasons during which carabid beetles emerge (Kromp 1999). Data from each trapping period were pooled by sampled patch, and carabid species were identified following Roger *et al.* (2010).

Herbaceous plant species were sampled using three quadrats, the total area of which corresponded to the minimal recommended area of each habitat type (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). These quadrats were distributed along transects from the margin to the centre of the patch to sample edge and interior species. Grasslands and winter cereal crops were sampled using 2 m x 2 m quadrats, established at 2, 6 and 10 m from the patch margin. Woodlands were sampled using 5 m x 5 m quadrats, and were separated by a distance of 5 m. Hedgerows were sampled using 5 m x 2 m quadrats, and were separated by a distance of 5 m. Data from the three quadrats were pooled for each sampled patch.

2.5.3. Gamma diversity measures

Because the accurate estimation of species richness can be compromised by sampling problems, rarefaction curves are commonly used to estimate total species richness (Gotelli & Colwell 2001, 2011). We used the EstimateS software (Colwell 2013) to compute in every study landscape the estimated species richness of carabids and plants. For carabids, we used abundance-based estimators (Chao1 and ACE) while we used incidence-based estimators (Chao2 and ICE) for plants because only presence / absence data were available. For both taxa the coefficient of variation of distributions was higher than 0.5. Hence, as recommended, we used the classic instead of the bias-

corrected formula of Chao1 and Chao2 and chose the larger of Chao1 Classic and ACE estimators for carabids, and the larger of Chao2 Classic and ICE estimators for plants (Colwell 2013). Rarefaction curves are presented in supplement 2 and 3.

Species evenness was computed for each landscape on abundance data for carabid beetles. For plants, we used occurrence data, *i.e.* within each landscape we assigned a value to every species from 0 to 10 (0 indicated absent from the landscape, and 10 indicated present in the 10 sampling points). Species composition dissimilarities were assessed using pair-wise Sorensen dissimilarity index between all landscape combinations (190 combinations).

2.6. Statistical analysis

We used Multi-Model Inference (MMI) and model averaging to test the effects of landscape composition and configuration on estimated species richness and species evenness. For each analysis there was one composition and one configuration descriptor, resulting in four possible models, including the null model (see supplement 6 and 7). We computed standardized average linear regression coefficients weighted by the Akaike weights across all “substantially” supported models ($\Delta AICc \leq 4$, Burnham & Anderson 2002 ; Smith *et al.* 2009 ; Arnold 2010), and tested their significance using unconditional 95 % confidence intervals (Burnham & Anderson 2002 ; Smith *et al.* 2009).

Landscape heterogeneity effects on species composition were addressed by correlating the Sorensen dissimilarity matrices with distance matrices calculated for both landscape descriptors (Anderson *et al.* 2011). Each matrix contained the 190 pairwise combinations between the 20 landscapes. The correlations were estimated using the Spearman method as dissimilarity and distance variables were not normally distributed. The correlation significance was determined using Mantel permutation tests (Anderson *et al.* 2011), which evaluate the null hypothesis of no relationship between distance matrices (based on 9999 permutations).

All statistical tests were performed using R software 3.00 with the “MuMin” package for MMI, “Ade4” for multivariate analysis, and “vegan” for dissimilarity analysis. All descriptors were standardized to make the effect strength of the coefficients comparable across descriptors (Smith *et al.* 2009 ; Smith *et al.* 2011). We checked for normality of descriptors with Shapiro-Wilcoxon tests, Quantile - Quantile and Kernel density plots.

3. Results

Altogether, 106 carabid beetle species and 278 plant species were found. The average number of species per landscape (gamma diversity) was 47 carabid and 70.3 plant species (Figure 4). The average species evenness was higher for plants than for carabids (Figure 4). Sorensen pairwise dissimilarity was greater for plants than for carabids (Figure 4).

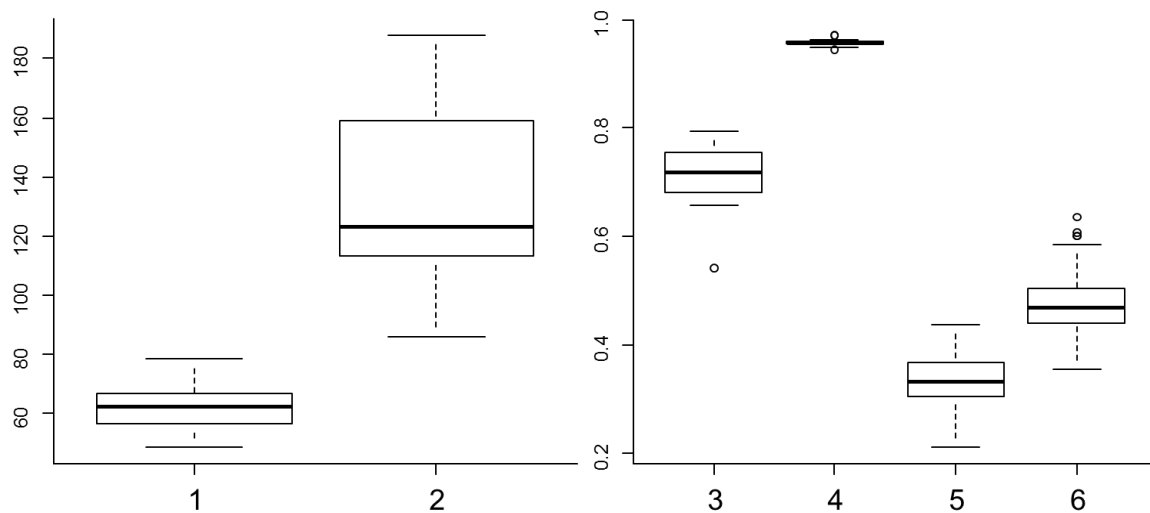


Figure 4. Boxplot of the estimated species richness (1 and 2) species evenness (3 and 4) and Sorensen Dissimilarity index (5 and 6) of carabid beetles and vascular plants respectively. Horizontal bars, from bottom to top, indicate the smallest observation, the lower quartile, the median, the upper quartile, and the largest observation.

The semi-natural / matrix landscape representation revealed no significant effects on carabid estimated species richness, as the coefficient confidence intervals of the percentage of semi-natural cover and the length of edge between semi-natural and farmland cover contained 0 (Figure 5). However, carabid species relative abundance was significantly less even (lower species evenness) with increasing percentage of semi-natural cover in the landscape (Figure 5). With an increasing difference between the landscapes in their percentage of semi-natural cover the carabid species composition was increasingly dissimilar, *i.e.* higher Sorensen dissimilarity (Table 2). The length of edge between semi-natural and farmland cover had no significant effects on carabid species evenness or Sorensen dissimilarity index (Figure 5, Table 2).

We found no effects of either landscape descriptor on any plant diversity measures in the semi-natural / matrix landscape representation (Figure 5, and Table 2).

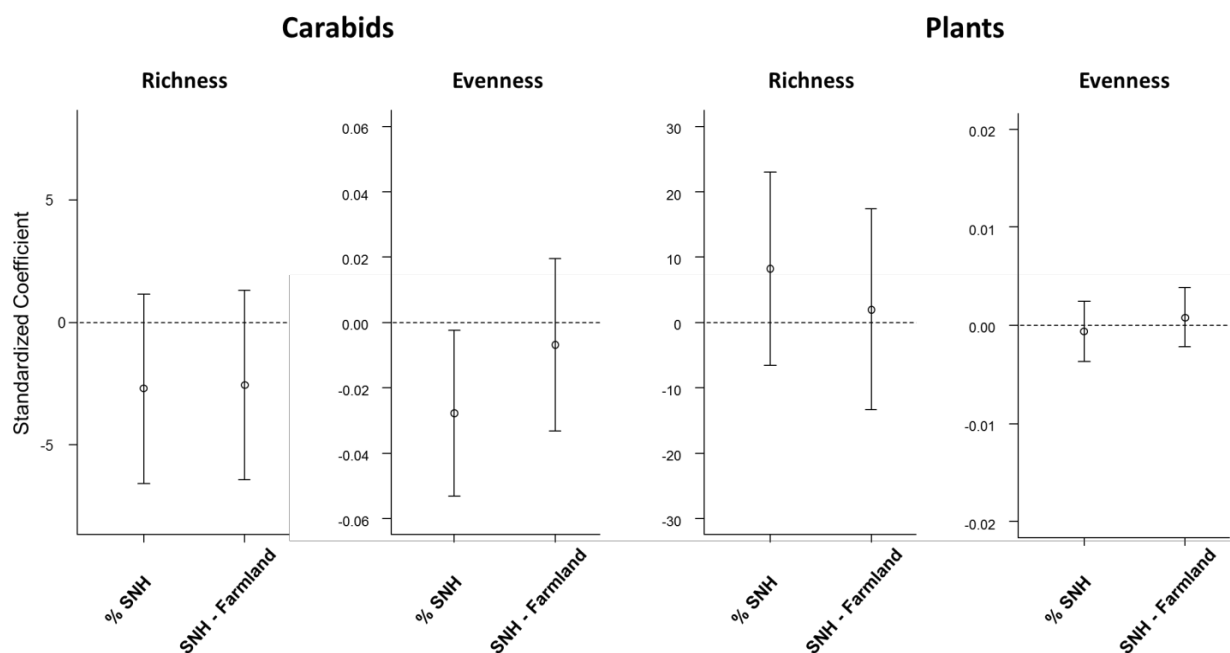


Figure 5. Linear regression coefficients for the effect of proportion of semi-natural habitats area (% SNH) and length of edge between SNH and farmlands (SNH – Farmland) on carabid beetle and vascular plant species richness (estimated) and evenness. Points are the standardized averaged coefficients (weighted by the model's Akaike weight) and error bars are the associated 95% unconditional confidence limits from MMI analysis. Models with $\Delta AICc < 4$ were included in the averaging (all supported models are reported in supplement 6 and 7). Landscape descriptors whose confidence interval excluded zero can be considered as having significant positive (above zero) or negative (below zero) effect.

Table 2. Spearman correlation and Mantel permutation test significance between Sorensen dissimilarity matrices and each landscape descriptor distance matrices containing all pair-wise combinations of selected landscapes (190 combinations). The Mantel tests evaluating the null hypothesis of no relationship between distance matrices were performed based on 9999 permutations. Significant correlations are indicated in bold.

Descriptors	Carabid beetles		Vascular plants	
	R Spearman	Mantel Test	R Spearman	Mantel Test
% SNH	0.24	0.003	0.01	0.441
SNH - Farmland	0.04	0.358	0.03	0.392

4. Discussion

Unlike many studies (Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008 ; Holzschuh *et al.* 2010 ; Concepcion *et al.* 2012), we found no effect of the amount or spatial organisation of semi-natural cover on species richness of either group. These results may be due to a relatively low gradient in semi-natural amount (Ekroos *et al.* 2010 ; Eigenbrod *et al.* 2011) compare to most studies showing a positive effect of the amount of semi-natural cover (*e.g.* Billeter *et al.* 2008). The fact that the same type of farming systems is used across the study region may explain this reduced gradient and results in a range of landscape where no landscapes have extremely low amount of semi-natural habitats (Table 1). Another possibility is that perhaps in our region the definition of semi-natural covers should be reconsidered. We included permanent grasslands, but not temporary grasslands as a semi-natural cover. However, in our region, it is not entirely clear whether the permanent grasslands really differ from temporary grasslands. On one hand, permanent grasslands are more stable habitats (not included in crop rotation) but, on the other hand, permanent and temporary grasslands are often managed in similar ways. They are fertilized, over-sown with seeds of desirable plants (for harvest), and cut for hay several times per season (Roche *et al.* 2010). These practises may have stronger effect on diversity than the age of the grasslands (parameter defining permanent grasslands) making the two grassland types similar.

We found that carabid species composition and evenness were affected by the amount of semi-natural habitats. However, the reduction of carabid species evenness with the percentage of semi-natural cover was mostly due to the high increase of *Poecilus cupreus* (Linnaeus), which is one of the most common open-field species (Kromp 1999 ; Holland 2002). This species might have benefited from an increase in semi natural cover by using them as overwintering sites. Indeed, *Poecilus cupreus* (L.) uses crop fields and semi-natural field margins as complementary habitats (Griffiths *et al.* 2007). Considering species composition, it seems that some forest species favoured landscape with increased amount of semi-natural habitats while open field species favoured landscapes where these habitats are less frequent, consistent with previous studies carried out in the same region (Burel *et al.* 1998 ; Millan-Pena *et al.* 2003).

For plants, although most biodiversity indices varied greatly among landscapes (Figure 4), we found no effect of semi-natural habitats on any of them, suggesting that plant biodiversity depends on other variables. The same observation applies to carabid species richness.

Partie II : Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité gamma - représentation en mosaïque

Résumé

L'hétérogénéité paysagère est considérée comme un facteur important pour le maintien et la restauration de la biodiversité des paysages agricoles. Deux composantes de l'hétérogénéité paysagère ont été définies, la composition et la configuration. Etant souvent corrélées, il est difficile d'évaluer la contribution indépendante de chacune d'elle à la biodiversité. Cependant, cela permettrait d'apporter des éléments majeurs pour déterminer les stratégies de conservation. De plus, les effets des composantes de l'hétérogénéité sur tout un paysage, *i.e.* sur la diversité gamma, restent largement méconnus à cause de la dominance des études centrées sur la diversité locale d'une seule tache d'habitat. Nous avons conduit une expérimentation pour déterminer les effets indépendants de la composition et de la configuration paysagère sur la diversité gamma des coléoptères carabiques et des plantes vasculaires dans une région agricole de l'ouest de la France. L'influence des composantes de l'hétérogénéité paysagère a été testée sur la richesse spécifique, l'équitabilité et la composition spécifique. Nos résultats montrent un effet combiné de la composition et de la configuration sur la diversité des carabes et un effet dominant de la composition sur la diversité des plantes. Nous concluons que la richesse et la composition spécifique des carabes sont principalement déterminées par des processus de complémentarité entre les différents habitats des paysages agricoles. Pour les plantes, la richesse et la composition spécifique semblent être affectées par la disponibilité et la qualité des habitats qui influencent l'établissement et la persistance des espèces à l'échelle locale. Cependant, la composition paysagère pourrait aussi avoir un effet sur la dispersion des plantes. A partir de ces résultats, nous formulons des hypothèses sur les caractéristiques paysagères qui sont les plus importantes pour la diversité et les stratégies de conservation possibles qui en découlent pour les deux taxons. Enfin, nous argumentons que l'étude des effets indépendants de la composition et de la configuration sur la diversité gamma est une bonne manière de déterminer les processus écologiques principaux qui conduisent la biodiversité et les stratégies potentielles de conservation.

Mots-clés : complémentarité, indices de dissimilarité, effet lisière, multi-model inférence, structure paysagère, dispersion

Effects of landscape heterogeneity on carabid beetle and vascular plant gamma diversity in farmland

Under review in *Landscape Ecology*

Rémi Dufлот ^{1,2} • Stéphanie Aviron ² • Aude Ernoul ¹ • Romain Georges ¹ • Flore Ballaud ¹ • Lenore Fahrig ³ • Françoise Burel ¹

¹ CNRS, UMR 6553 Ecobio, Université de Rennes 1

² INRA, UR 980, SAD-Paysage

³ Geomatics and Landscape Ecology Research Laboratory, Carleton University.

Abstract

The heterogeneity of agricultural landscapes is thought to be an important factor for sustaining and restoring biodiversity in agricultural landscapes. Two landscape heterogeneity components, namely landscape composition and configuration, have been defined. Being often correlated, their independent relative contributions to biodiversity are difficult to assess. However, this can provide major contribution to determine conservation strategies. Also, the effects of heterogeneity components over a whole landscape, *i.e.* on gamma diversity, remain largely unknown because of the dominance of focal patch / site studies. We conducted a mensurative experiment to determine the effects of compositional and configurational landscape heterogeneity on multi-habitat gamma diversity of carabid beetles and vascular plants in an agricultural region of western France. The influences of landscape heterogeneity components were tested on species richness, evenness and composition. Our results show a combined effect of compositional and configurational heterogeneity on carabid beetle diversity, and a dominant effect of landscape composition on vascular plant diversity. We conclude that carabid species richness and composition is mainly driven by complementation processes between the agricultural landscape habitats. For plants, species richness and composition may be affected by habitat quality which influences establishment and persistence at local scale. However, landscape composition might affect plant dispersal as well. From these results we hypothesized which are the most important landscape characteristics and possible conservation strategies for the two studied taxa. We argue that the independent study of landscape composition and configuration effects on multi-habitat gamma diversity is a good way to determine the main ecological processes driving biodiversity and potential effective conservation strategies.

Keywords: habitat complementation, dissimilarity index, edge effect, multi-model inference, landscape structure, landscape pattern, dispersal

1. Introduction

Much of Europe's biodiversity is found in agricultural areas (Benton *et al.* 2003), and maintaining biodiversity and its associated ecosystem services in agricultural landscapes has become a major social, economic and political issue (Robinson & Sutherland 2002 ; Millennium Ecosystem Assessment 2005 ; Le Roux *et al.* 2008). The heterogeneity of agricultural landscapes is an important factor for sustaining and restoring biodiversity (Turner 1987), sometimes more important than the farming system, *e.g.*, conventional vs. organic systems (Bengtsson *et al.* 2005 ; Holzschuh *et al.* 2010). Two components of landscape heterogeneity have been explicitly defined: a more heterogeneous landscape is a landscape with a larger diversity of cover types – “compositional heterogeneity” – and / or a more complex spatial patterning of them – “configurational heterogeneity” – (Fahrig *et al.* 2011).

It is crucial to separate the effects of these two components of heterogeneity to understand the mechanisms affecting biodiversity (Fahrig 2003 ; Ewers & Didham 2006) and to allocate limited conservation resources to the most effective actions, *i.e.* either increasing the areas of some important cover types or creating a particular spatial pattern of them (Boitani *et al.* 2007 ; Lindenmayer & Fischer 2007 ; Smith *et al.* 2009). However studies often evaluate the effects of the proportion of land covers (*e.g.* amount of semi-natural areas) – landscape composition – without considering independently the effect of their spatial arrangement – landscape configuration – (*e.g.* Millan-Pena *et al.* 2003 ; Gabriel *et al.* 2005 ; Woodcock *et al.* 2010). When landscape configuration has been explicitly considered (*e.g.* Hendrickx *et al.* 2007 ; Holzschuh *et al.* 2010 ; Concepcion *et al.* 2012), the landscape metrics used to measure it are usually correlated with habitat amount (Fahrig 2003). In practice, it is difficult to determine the independent effects of landscape composition and configuration because the study of a set of landscapes will lead to “natural” correlations between heterogeneity descriptors (Fahrig *et al.* 2011 ; Pasher *et al.* 2013). To overcome this problem, statistical techniques, such as variance partitioning (Schweiger *et al.* 2005), can be used, but these approaches fail to provide unbiased estimates of the relative importance of correlated landscape variables (Smith *et al.* 2009). On the other hand, a specific pseudo-experimental design may be used (Fahrig 2003 ; Bennett *et al.* 2006). In such a design, study landscapes are chosen such that the correlations between the measures of composition and configuration are minimized (Pasher *et al.* 2013). To date, there are only a few examples of such studies (*e.g.* Ethier & Fahrig 2011 ; Flick *et al.* 2012).

An additional issue in measuring the effect of landscape heterogeneity on biodiversity is the spatial scale (extent) at which diversity is measured. Indeed, most studies have evaluated biodiversity at the patch or site level (alpha diversity), following the focal-patch approach (see Thornton *et al.* 2011) for a review). In so doing, they measured the effect of the surrounding landscape on the biodiversity of individual patches or sample sites of a given type (Bennett *et al.* 2006 ; Ernoult & Alard 2011 ; Thornton *et al.* 2011). However, biodiversity should be examined at a broader scale to identify relevant landscape management for conservation strategies. Thus, it is important, in a conservation perspective, to look at the overall diversity at the landscape scale, *i.e.* the gamma diversity (Bennett *et al.* 2006). Although several studies have assessed gamma diversity, in most cases it was assessed only in a single habitat type within the landscape (grasslands: Dauber *et al.* 2003 ; forest habitats: Radford *et al.* 2005 ; hedgerows: Millan-Pena *et al.* 2003 ; Ernoult *et al.* 2006 ; crops: Concepcion *et al.* 2012). Because species composition varies between habitat types (beta diversity), these approaches only partially reflect the total biodiversity in the landscape. To evaluate the effect of landscape pattern on biodiversity over the whole landscape, diversity needs to be measured in all habitat types (multi-habitat gamma diversity). To our knowledge only Hendrickx *et al.* (2007) and

Liira *et al.* (2008) considered the diversity of several habitat types collectively. Hence the relative effects of landscape composition and configuration on landscape-scale gamma diversity remain largely unknown.

We conducted a mensurative experiment to determine the independent effects of compositional and configurational landscape heterogeneity on multi-habitat gamma diversity of carabid beetles and vascular plants in an agricultural region of western France. We tested the effects of landscape heterogeneity on three biodiversity measures: estimated total species richness, species evenness and Sorensen dissimilarity index, representing respectively three aspects of community diversity: species number, species dominance and species composition.

2. Methods

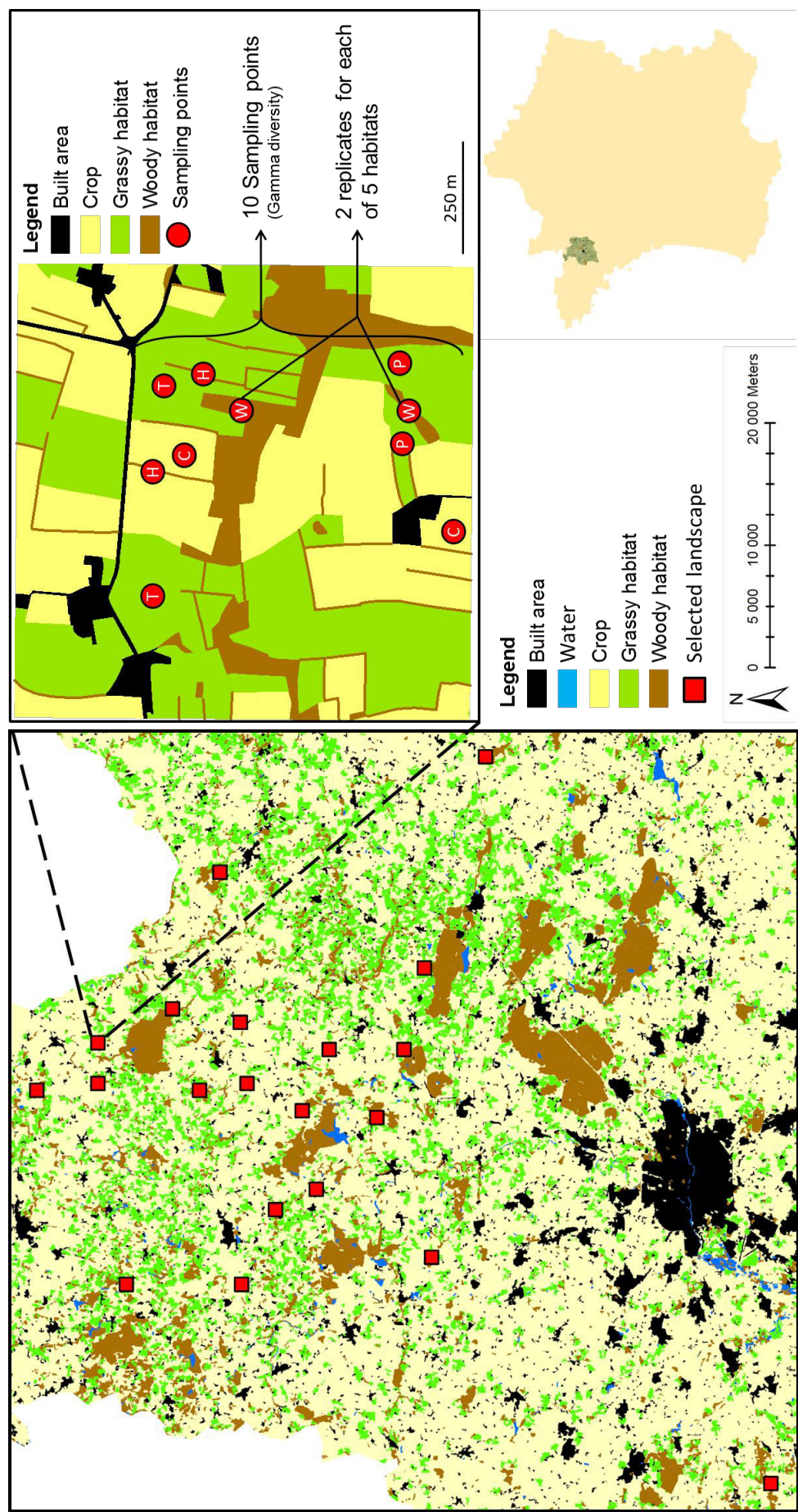
2.1. Study area and landscape selection

The study was located in an agricultural area in the Ille-et-Vilaine department (6 775 km²), Brittany, western France. The area is dominated by mixed dairy farming and cereal production. The farmlands are interspersed with woody elements (woodlands and hedgerows), and are comprised of annual crops (mostly winter cereals but also maize), and temporary and permanent grasslands.

Using a land-cover map, derived from remote sensing data (COSTEL Land-cover map, Hubert-Moy L. *et al.* 2012), we selected 20 squared 1km² landscapes (Figure 1). The aim of this landscape selection was to choose non-overlapping landscapes across which the correlation between composition and configuration landscape descriptors was minimized, while maximizing the extent of each of these gradients (Eigenbrod *et al.* 2011). Since the landscapes had to be selected using data taken before the field season, we updated the land cover information during the field season to produce a detailed land cover map of each study landscape, recorded in ArcGIS 9.2 (ESRI). All landscape parameters used in the statistical analyses were computed from these maps (Table 1).

Table 1. Landscape descriptors, description, mean, minimum (Min.) and maximum (Max.) values across the 20 selected landscapes. Woody covers = hedgerows + woodlands; Grassland covers = temporary and permanent grasslands. Edge lengths are expressed in kilometres (km).

Descriptors	Description	Mean	Min.	Max.
% Woody	proportion of woody covers area	17.5	4.5	28.2
% Grassy	proportion of grassland covers area	31.4	15.8	47.6
% Crop	proportion of annual crops area	44.6	28.4	60.8
Woody - grassland	Length of edge between woody and grassland covers	8.0	3.2	12.8
Woody - crop	Length of edge between woody covers and crops	6.6	1.7	12.0
Grassland - crop	Length of edge between grassland covers and crops	2.0	0.4	4.2



2.2. Landscape descriptors

Figure 1. Representation of the hierarchical sampling design for one of the 1 km² selected landscapes. The sampled cover types are W: woodland, H: hedgerow, P and T: permanent and temporary grassland and C: winter cereal crop.

Land-covers were grouped into three classes: woody covers (woodlands + hedgerows), grassland covers (permanent grassland + temporary grassland), and annual crops (mostly wheat and maize). Such cover categorization has been found relevant for carabids and plants in previous studies (e.g. Aviron *et al.* 2005 ; Ernoult *et al.* 2006). We computed the amount of each cover class (measures of landscape composition) and length of the three types of edges (measures of landscape configuration): woody - grassland; woody - crop; grassland - crop, resulting in three composition variables and three configuration variables (Table 1).

Two PCA analyses were then performed on the landscape composition and configuration variables separately (Figure 2). The coordinates of the studied landscapes on the first axis of each PCA were used as the composition and configuration descriptors for analyses using the mosaic landscape representation. The composition descriptor (Figure 2a) indicates an opposition between landscapes that are dominated by crops to those supporting more grassy and woody covers. The configuration descriptor (Figure 2b) discriminated landscape with more “grassland - crop” edges from landscape where crops and grasslands are often adjacent to woody habitats (more “woody - grassland” and “woody - crop” edges). The correlation between the composition and configuration descriptors was low ($r_s = -0.09$) which allows for an independent evaluation of the influences of the two components of landscape heterogeneity on diversity (Figure 3).

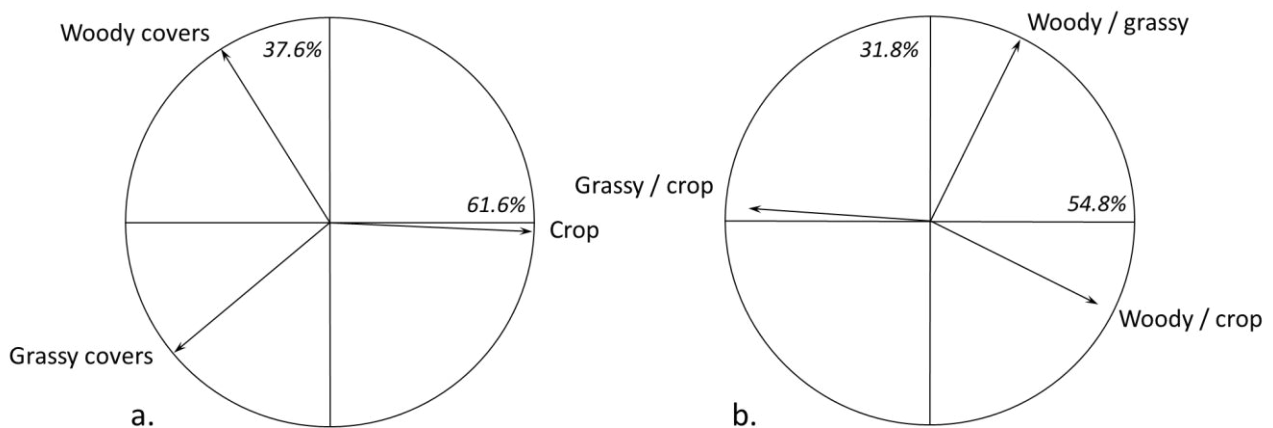


Figure 2. Graphical interpretations of the two PCA analyses that were performed independently on the landscape composition (a.) and configuration (b.) descriptors (three variables in each group). F1-F2 circle indicate the influence of the different landscape variables on the 20 studied landscapes distribution. For a description of variables see Table 1.

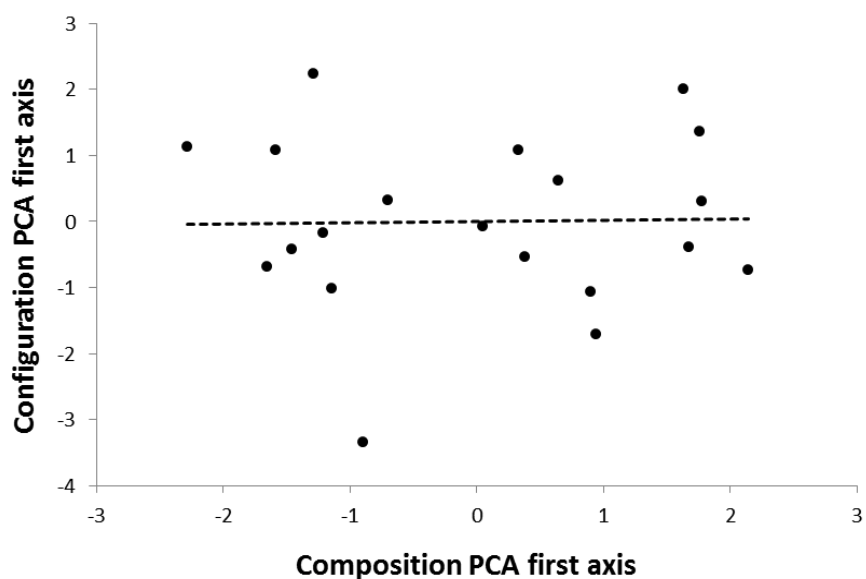


Figure 3. Coordinates of the first PCA axis of the configuration descriptors plotted against coordinates of the first PCA axis of the composition descriptors (Figure 1). Points are the 20 selected landscapes. Dotted lines represent the least squares relationships (not significantly different from zero: $r_s = -0.09$).

2.3. Gamma diversity assessment

2.3.1. Sampling design

Assessing multi-habitat gamma diversity at the landscape scale requires a hierarchically stratified sampling design (Bennett *et al.* 2006 ; Diekötter *et al.* 2008). In each selected landscape, five cover types (woodland, hedgerow, permanent grassland, temporary grassland, and winter cereal) were sampled. Two patches of each cover types were sampled in each landscape, resulting in ten sample points per landscape (Figure 1). These patches were chosen randomly, but subject to constraints of farmer authorizations to access fields and hedgerows and ease of accessibility ease. Data from the ten sample points in each landscape were pooled to obtain the total gamma diversity at the landscape scale, *i.e.* the multi-habitat gamma diversity. Carabids were sampled using two pitfall traps per patch at six sampling periods to cover the two main carabid emergence seasons (spring and late summer). Herbaceous plant species were sampled using three quadrats per patch distributed along transects from the margin to the centre of the patch. More details about the biodiversity sampling are given in supplement 1.

2.3.2. Gamma diversity measures

Because the accurate estimation of species richness can be compromised by sampling problems, rarefaction curves are commonly used to estimate total species richness (Gotelli & Colwell 2001, 2011). We used the EstimateS software (Colwell 2013) to compute in every study landscape the estimated species richness of carabids and plants. For carabids, we used abundance-based estimators (Chao1 and ACE) while we used incidence-based estimators (Chao2 and ICE) for plants because only presence / absence data were available. For both taxa the coefficient of variation of distributions was higher than 0.5. Hence, as recommended, we used the classic instead of the bias-corrected formula of Chao1 and Chao2 and chose the larger of Chao1 Classic and ACE estimators for carabids, and the larger of Chao2 Classic and ICE estimators for plants (Colwell 2013). Rarefaction curves are presented in supplement 2 and 3.

Species evenness was computed for each landscape on abundance data for carabid beetles. For plants, we used occurrence data, *i.e.* within each landscape we assigned a value to every species from 0 to 10 (0 indicated absent from the landscape, and 10 indicated present in the 10 sampling points). Species composition dissimilarities were assessed using pair-wise Sorensen dissimilarity index between all landscape combinations (190 combinations).

2.4. Statistical analysis

We used Multi-Model Inference (MMI) and model averaging to test the effects of landscape composition and configuration on estimated species richness and species evenness. For each analysis there was one composition and one configuration descriptor, resulting in four possible models, including the null model (see supplement 4 and 5). We computed standardized average linear regression coefficients weighted by the Akaike weights across all “substantially” supported models ($\Delta AICc \leq 4$, Burnham & Anderson 2002 ; Smith *et al.* 2009 ; Arnold 2010), and tested their significance using unconditional 95 % confidence intervals (Burnham & Anderson 2002 ; Smith *et al.* 2009).

Landscape heterogeneity effects on species composition were addressed by correlating the Sorensen dissimilarity matrices with distance matrices calculated for both landscape descriptors (Anderson *et al.* 2011). Each matrix contained the 190 pairwise combinations between the 20 landscapes. The correlations were estimated using the Spearman method as dissimilarity and distance variables were not normally distributed. The correlation significance was determined using Mantel permutation tests (Anderson *et al.* 2011), which evaluate the null hypothesis of no relationship between distance matrices (based on 9999 permutations).

All statistical tests were performed using R software 3.00 with the “MuMin” package for MMI, “Ade4” for multivariate analysis, and “vegan” for dissimilarity analysis. All descriptors were standardized to make the effect strength of the coefficients comparable across descriptors (Smith *et al.* 2009 ; Smith *et al.* 2011). We checked for normality of descriptors with Shapiro-Wilcoxon tests, Quantile - Quantile and Kernel density plots.

3. Results

Altogether, 106 carabid beetle species and 278 plant species were found. The average number of species per landscape (gamma diversity) was 47 carabid and 70.3 plant species (standard deviation = 5.4 and 15.0 respectively). The average species evenness was higher for plants (0.96, standard deviation = 0.006) than for carabids (0.71, standard deviation = 0.057). Sorensen pairwise dissimilarity was greater for plants (0.47, standard deviation = 0.052) than for carabids (0.33, standard deviation = 0.049).

The results showed some significant effects of landscape composition and configuration on carabid and plant diversity (Figure 4, Table 2). Carabid species richness significantly decreased when the configuration descriptor increased (Figure 4). Landscapes with more “grassland - crop” edges had higher species richness than landscapes characterised by increased “woody - grassland” and “woody - crop” edge length (Figure 4). Carabid species composition was significantly more dissimilar (higher Sorensen dissimilarity index) with increasing difference in landscape composition and landscape configuration (Table 2). The effect strength of landscape composition and configuration on carabid species composition were comparable since their Spearman correlations were almost equal. Neither the composition nor the configuration descriptor had any effect on carabid species evenness (Figure 4).

For plants, the composition descriptor had a negative effect on plant species richness (Figure 4), showing a negative effect of the percentage of crops on plant species richness. Plant composition was significantly more dissimilar (higher Sorensen dissimilarity index) with increasing difference in landscape composition, whereas, landscape configuration did not affect plant species composition (Table 2). Neither landscape descriptor had any effect on plant species evenness (Figure 4).

Table 2. Spearman correlation and Mantel permutation test significance between Sorensen dissimilarity matrices and each landscape descriptor distance matrices containing all pair-wise combinations of selected landscapes (190 combinations). The Mantel tests evaluating the null hypothesis of no relationship between distance matrices were performed based on 9999 permutations. Significant correlations are indicated in bold.

Descriptors	Carabid beetles		Vascular plants	
	R Spearman	Mantel Test	R Spearman	Mantel Test
Composition axis 1	0.19	0.006	0.14	0.031
Configuration axis 1	0.20	0.040	-0.09	0.780

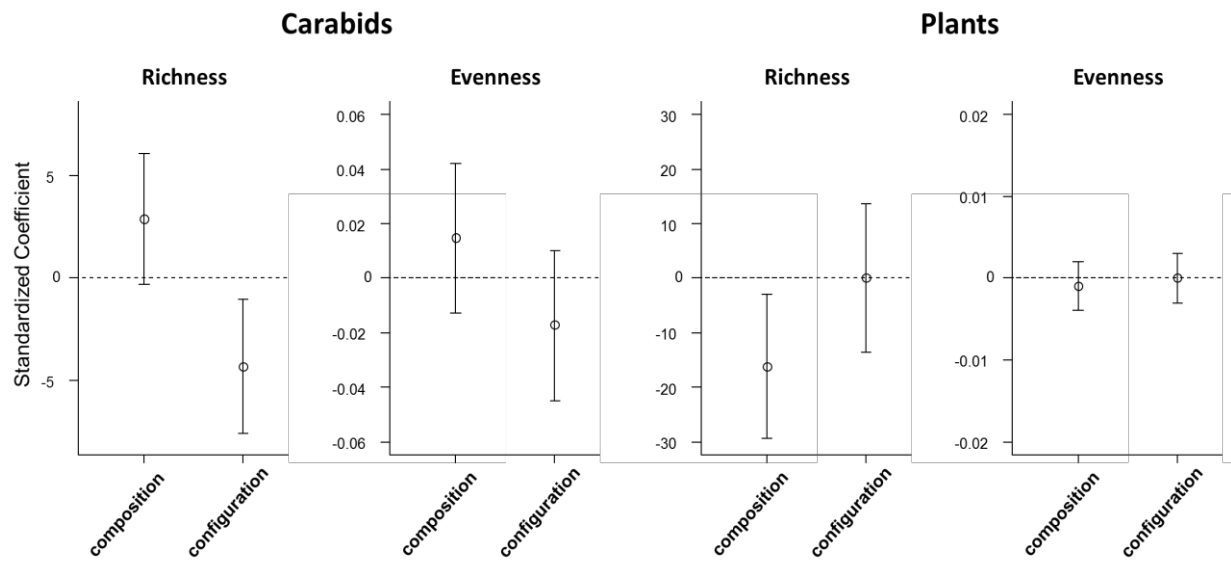


Figure 4. Linear regression coefficients for the effect of landscape composition and configuration on carabid beetle and vascular plant species richness (estimated) and evenness. Points are the standardized averaged coefficients (weighted by the model's Akaike weight) and error bars are the associated 95% unconditional confidence limits from MMI analysis. Models with $\Delta AICc < 4$ were included in the averaging (all supported models are reported in supplement 4 and 5). For a description of the composition and configuration descriptors see Table 1 and Figure 2. Landscape descriptors whose confidence interval excluded zero can be considered as having significant positive (above zero) or negative (below zero) effect.

4. Discussion

4.1. Combined effects of compositional and configurational heterogeneity on carabid beetles diversity

Both components of landscape heterogeneity influenced carabid beetle communities, landscape composition and configuration had similar influences on species composition, however, landscape configuration had a dominant effect on carabid species richness. Independently from landscape composition, the type and length of edges impacted carabid species richness. Thus, it seems that population movements, or spillovers (Rand *et al.* 2006 ; Blitzer *et al.* 2012), between the various habitat types of agricultural landscapes are of great importance for diverse carabid communities. Resulting from complementation processes (Dunning *et al.* 1992), many carabid species are known to use several habitat types during their life span (Sotherton 1985 ; Coombes & Sotherton 1986 ; Wissinger 1997). The present study, by separating compositional and configurational heterogeneity, highlights the importance of the adjacencies between these habitats. It seems that not only the presence of required habitats in the landscape is important, but also that the access to these habitats is crucial.

This may be related to the configuration effect on carabid species composition as the observed species replacement (or turnover) between landscapes is possibly explained by the variability of carabid species in dispersal capacities (Hendrickx *et al.* 2009 ; Wamser *et al.* 2012). Carabid species with great dispersal capacities, which are often associated with open habitats (Kromp 1999 ; Holland 2002), might benefit from edges between grasslands and crops, changing the species composition of landscapes with such characteristics. We found that carabid species composition was also and equally affected by landscape composition. The reason may be that carabid species cover a wide range of ecological preferences (Thiele 1977 ; Kromp 1999 ; Holland 2002). Consequently, carabid communities are present in woody, grassy and crop habitats, but these communities differ in species composition (Thiele 1977 ; Kromp 1999 ; Holland 2002 ; Purtauf *et al.* 2004). Therefore, changes in landscape relative proportion of these habitats are likely to change the species composition at the landscape scale. To conclude, it seems that carabid gamma diversity depends on specific species communities from the various habitats types found in agricultural landscape, and on additional species that needs several habitats and benefit from interfaces. These results confirm the theoretical assumptions of the contribution of compositional and configurational heterogeneity from Fahrig *et al.* (2011).

We found no effect of landscape heterogeneity on species evenness. Indeed, species evenness variation was mostly due to the high increase in some landscapes of *Poecilus cupreus* (Linnaeus), which is one of the most common open-field species (Kromp 1999 ; Holland 2002).

4.2. Dominant effect of compositional heterogeneity on vascular plant diversity

Plant species richness and composition were mostly influenced by landscape composition, contradictory with previous work showing an effect of both components (*e.g.* Gabriel *et al.* 2005 ; Liira *et al.* 2008 ; Concepcion *et al.* 2012). Edges, by enhancing plant spillover, are often seen as sources of plant diversity in crops (Gabriel *et al.* 2005 ; Concepcion *et al.* 2012), grasslands (Gaujour *et al.* 2012) and woodlands (Jamoneau *et al.* 2011). Indeed, increased edge length results in increased local diversity by dispersal and establishment of plants coming from adjacent patch, independently from patch size (Damschen *et al.* 2008 ; Brudvig *et al.* 2009 ; Gaujour *et al.* 2012). However, this effect is likely to disappear while looking at multi-habitat gamma diversity, because, in

such cases, sources and colonized habitats are both sampled. Hence, plant spillover at edges might increase local (alpha) diversity but conversely reduce between patch/habitat diversity (beta), explaining the non-response of gamma diversity to configuration herein.

Although landscape composition and configuration are expected to affect plant dispersal, establishment and persistence (Gaujour *et al.* 2012), our results show that these ‘ecological challenges’ are mostly affected by landscape composition. Several studies suggested that local processes like resources competition and habitat disturbance which affect plant establishment and persistence are more important drivers of plant diversity than landscape scale processes, such as dispersal (Dauber *et al.* 2003 ; Tremlova & Munzbergova 2007 ; Marini *et al.* 2008 ; Goslee & Sanderson 2010). This is in accordance with our results since landscape composition reflects the availability (relative amount) of the different habitat types which have varying qualities and characteristics, and support communities with varying species richness and composition. However, landscape composition may also affect plant dispersal as habitat amount determines the amount of seeds/propagules which may affect in turn seed mass effect (or seed rain, Zeleny *et al.* 2010). Also, landscape composition may affect plant dispersal via their vectors such as wind or animals (Damschen *et al.* 2008 ; Laurance 2008).

Like carabids, landscape composition effects on plant species composition may be related to the range of plant types that are found in agricultural landscapes. This functional diversity creates different communities in the various covers from forest and grassland plant species to arable weeds (Gabriel *et al.* 2005 ; Lomba *et al.* 2011). Hence, variations in landscape composition induce changes in species composition at the landscape scale.

Landscape composition and configuration had no effect on plant species evenness, probably because the range of values of this diversity measure almost did not vary across landscapes.

4.3 Hypothesised major landscape effects on diversity and potential relevant actions for biodiversity conservation

Looking at landscape scale diversity (multi-habitat gamma diversity) allows determining the potentially most effective actions for biodiversity conservation of the studied groups. Indeed, landscape heterogeneity may have antagonist effects on the different type of local communities, *e.g.* hedgerows may be corridors for carabid forest species (Petit 1994) but may also act as barrier for carabid crop species (Mauremooto *et al.* 1995 ; Thomas *et al.* 1998). Therefore, looking at local or habitat level diversity may be misleading. However, as we measure the gamma diversity responses, our results may serve to propose relevant actions to sustain the overall diversity. Although these effects were not directly tested, we hypothesized that the landscape composition and configuration influences on carabid and plant diversity may be associated respectively with the amount of crop and the length of grassy-crop edge (Figure 2).

Our results suggest that an increased length of edge between crop and grassland cover positively influenced species richness and modified species composition. The importance of grasslands and grassy field margins for carabid diversity have already been shown (Kromp 1999 ; Purtauf *et al.* 2005b). However, the present study suggests that the adjacencies between crop and grassy habitats are of great importance for at least some carabid species and brings new ideas for landscape planning. Indeed, in addition to promote semi-natural habitats which has been shown to promote local carabid diversity (*e.g.* Purtauf *et al.* 2005a ; Billeter *et al.* 2008), conservation scheme

may as well encourage the creation of adjacencies to enhance carabid diversity in agricultural landscapes by increasing complementation and refuge processes that are necessary for some species and increase the overall landscape diversity.

For plants, our results suggest that landscapes with more annual crop cover had lower species richness, generalizing to multi-habitat landscape diversity what was found by Soderstrom *et al.* (2001) for grassland diversity and Jose-Maria *et al.* (2010) and Gabriel *et al.* (2005) for arable weeds. It is likely that agriculture practices involving the use of herbicides and mechanical removal of non-crop plants reduce plant diversity, not only in crop fields but also in non-cultivated adjacent habitats (Kleijn & Snoeiijing 1997 ; Kleijn & Verbeek 2000 ; Le Coeur *et al.* 2002). These practices may also exert a selective pressure that results in a shift in the types of species that persist in these landscapes (Burel *et al.* 1998 ; Liira *et al.* 2008), explaining the change in plant composition with crop cover. Such edge effect of crops on grassland and woodland diversity is supported by the effect of the configuration PCA second axis (this result is not presented here). However, this effect was not independent from the amount of crop (composition PCA first axis). Therefore, the percentage of crop cover seems to affect plant diversity by reducing the amount of grassland and woodland habitats which support rich plant communities compared to crops and by affecting the quality of these habitats through edge effect. In a conservation perspective, increasing habitat quality by reducing the intensity of practices aimed at removing non-crop plants in crop fields and their margins seems to be valuable improvement that could be done for plant diversity in agricultural landscapes. These conclusions are different from those from local diversity studies that often show a positive effect of edges because they enhance spillover. However, as mention above, spillover processes involved species that are already present in adjacent patches. So, edges may increase local diversity but it seem that crops edges reduce the total gamma diversity at landscape scale.

5. Conclusion

The novelty of the present study is that we assessed the independent effect of landscape composition and configuration on multi-habitat gamma diversity. We found that the importance of each component varies depending on the studied taxa. Indeed, while landscape compositional heterogeneity was the main factor for plants diversity, carabids diversity was influenced by landscape composition and configuration. Determining the contribution of each heterogeneity component allowed discussing which ecological processes are critical and may serve to define landscape management strategies. Indeed, looking at the landscape level diversity gives a wider perspective for biodiversity conservation than local studies (alpha diversity), and provides additional guidelines for environmental scheme. Therefore, we suggest that future biodiversity conservation research conducted in agricultural areas should (i) measure independent landscape composition and configuration heterogeneity and (ii) study multi-habitat gamma diversity to reflect the total landscape-level diversity. In this way, the obtained results can be used to determine the most appropriate landscape management strategies.

6. Acknowledgments

R. Duflot benefited from a PhD grant from Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) and Centre National de la Recherche Scientifique – Institut Ecologie et Environnement (CNRS-InEE). Additional financial support was provided by the DIVA-Corridor research project from the French Ministry of Ecology. Our research also benefited from the Zone-Atelier Armorique, which is financially supported by INRA and CNRS-InEE.. The collaboration with L. Fahrig was supported by the International Doctorate College of the European University of Brittany and the Brittany region. We thank J. Nabucet from CNRS research team LETG - Costel (Littoral, Environnement, Télédétection, Géomatique) for his work on the production of maps and Y. Rantier for its support in GIS data analysis.

Partie III: Conclusion

In the previous parts, we argue that the non-effect of semi-natural habitat on carabid species richness and plant diversity may be due to a low gradient width. However, using the landscape mosaic representation, based on the same sampled landscape we found significant effect of landscape composition and organisation on carabid and plant diversity. This suggests that important information about the ecological responses of these taxa to landscape heterogeneity has been lost by aggregating semi-natural covers as we did in Part I.

In the first part of this chapter we suggested that the definition of semi-natural cover should be discussed in the case of grasslands in intensive cow raising systems. Indeed, we argued that permanent and temporary grasslands may have similar role for biodiversity as they are often similarly managed in the study area (Roche *et al.* 2010). Looking at the alpha diversity of each grassland type showed that the contributions of temporary and permanent grasslands to the landscape scale diversity (gamma diversity) are similar for carabids and plants (Supplement 8 and 9). As expected, we found that permanent and temporary grasslands are comparable regarding carabid and plant species composition (Supplement 9), which means that the beta diversity between grassland types is low. Moreover, the average carabid species richness was not significantly different between the permanent and temporary grasslands. However, permanent grasslands may have greater importance for plant diversity than temporary ones, as, on average, they had higher species richness (Supplement 8). These similarity of permanent and temporary grassland diversity may be explained by agricultural practices such as grazing, mowing, fertilisation and sowing of desirable plants which are known to affect grasslands plant diversity (Roche *et al.* 2010 ; Gaujour *et al.* 2012) and probably affect arthropod communities, including carabids (see Le Roux *et al.* 2008) for a review) and which may be used regardless from the grassland category. Therefore, grazing, mowing, fertilisation and sowing may be more or as important factor driving diversity as the age of the grasslands. Our results suggest that permanent and temporary grasslands should be included in the same habitat/cover category for the two studied organisms as it is sometimes done (*e.g.* Aviron *et al.* 2005 ; Purtauf *et al.* 2005b ; Ernoult *et al.* 2006).

The definition of semi-natural habitats (as used in Part I) usually combines woody and permanent grassland covers. However, regarding the composition and richness differences in carabid and plant species between woody and grassy elements (Supplement 8 and 9), it is clear that both cover types contribute differently to the total diversity. Thus, these two types of covers should be considered independently when testing the effect of landscape composition and configuration on gamma diversity (as we did in part II). Also, as carabid and plant communities found in crop habitats are different from those found in grassy and woody habitats (Supplement 8 and 9), the contribution of crops (winter cereals) is specific and should be considered as well. This is particularly important for carabids as winter cereals had the highest species richness compared with other covers (Supplement 8). The great contribution of crops to the carabid gamma diversity may be the reason of the effect of semi-natural covers on carabid species composition (see part I). Indeed, an increased amount of semi-natural covers results in a reduction of the amount of crop and of grassy-crop interfaces (correlations), which may change the species composition at landscape scale. This effect was not found for plants because crops contribution to the total plant diversity is small (less species rich habitat types). However, our results (part II) showed that the amount of crops is probably the driver of plant gamma diversity because of (i) reducing the amount of rich habitats, (ii) possible edge effect on these high quality habitats and (iii) possibly affecting plant dispersal vectors (animals and wind).

Separating grassy, woody and crop habitats permits to represent the landscape in a more functional way because each of these habitat types contributes differently to gamma diversity which means that they are perceived differently by the studied organisms (Fahrig *et al.* 2011). These three habitats types foster different types of communities (beta diversity), and as shown in part II, their role for landscape scale ecological processes are different (complementation, dispersal, edge effect). Therefore, a landscape mosaic representation better explains biodiversity variations across landscapes than a semi-natural / matrix representation because it allows taking into account the complexity of species response to landscape heterogeneity. However, it would be interesting to use an even finer resolution to improve the landscape representation for gamma diversity, if any improvement is relevant. For instance, the diversity of crops could be included as crop diversity has been shown to increase local scale species richness of carabids (Billeter *et al.* 2008 ; Woodcock *et al.* 2010) and plants (Poggio *et al.* 2010). Another possibility would be to group grasslands in categories according to farming practices (*e.g.* intensified, intermediate, extensive) because the sole age criteria seems to not be sufficient to determined which grassland contributes the most to diversity.

Suppléments

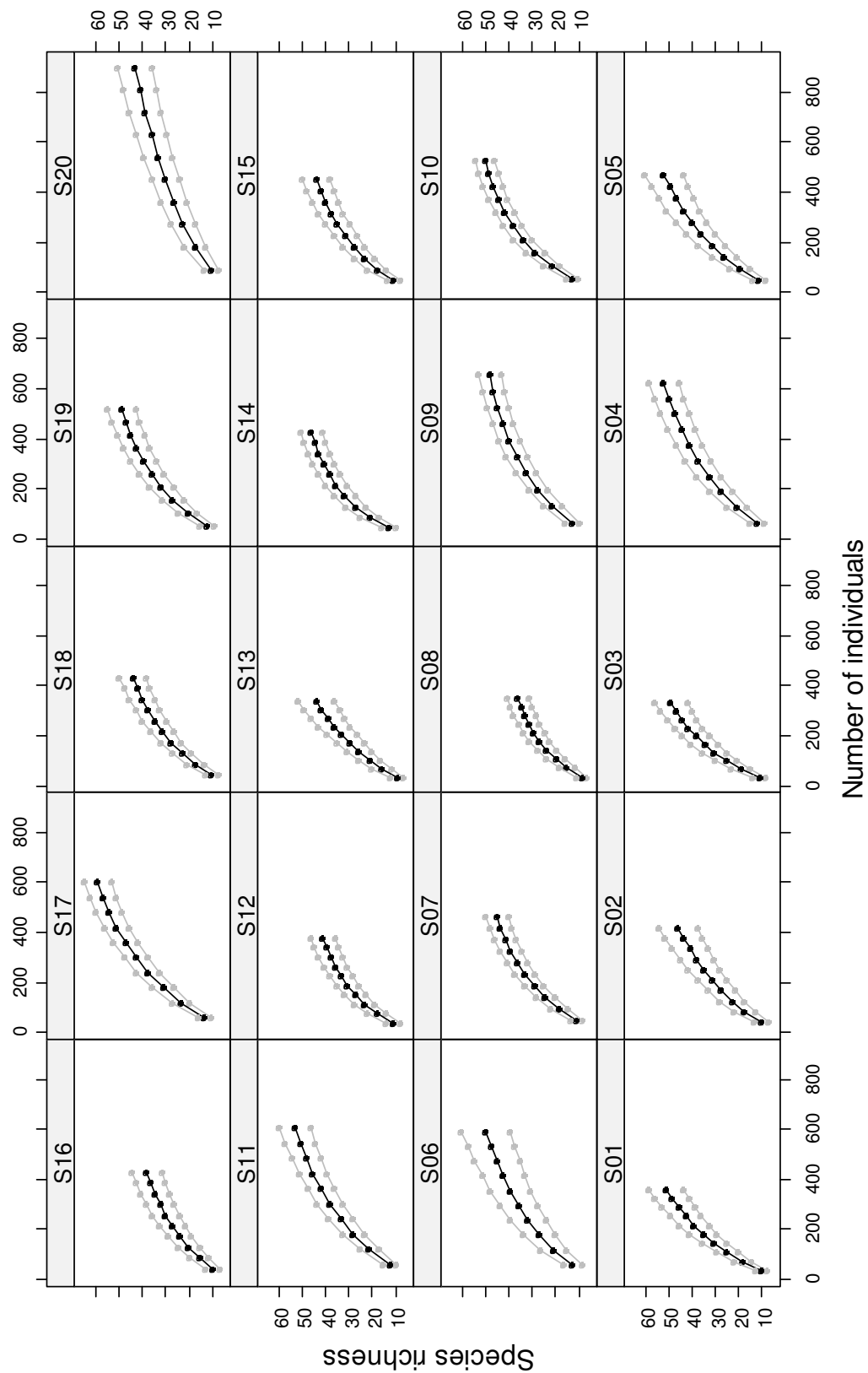
Supplement 1. Sampling methods

Carabid beetles were sampled using two pitfall traps per patch. The traps were positioned 10 m from the patch margins. Traps were collected every two weeks, after being open for seven consecutive days. There were two sampling seasons: from May to June 2011 (containing four sampling periods), and September 2011 (containing 2 sampling periods), except for winter cereal patches, which were harvested in July. This sampling regime was designed to encompass the two main seasons during which carabid beetles emerge (Kromp 1999). Data from each trapping period were pooled by sampled patch, and carabid species were identified following Roger *et al.* (2010).

Herbaceous plant species were sampled using three quadrats, the total area of which corresponded to the minimal recommended area of each habitat type (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). These quadrats were distributed along transects from the margin to the centre of the patch to sample edge and interior species. Grasslands and winter cereal crops were sampled using 2 m x 2 m quadrats, established at 2, 6 and 10 m from the patch margin. Woodlands were sampled using 5 m x 5 m quadrats, and were separated by a distance of 5 m. Hedgerows were sampled using 5 m x 2 m quadrats, and were separated by a distance of 5 m. Data from the three quadrats were pooled for each sampled patch.

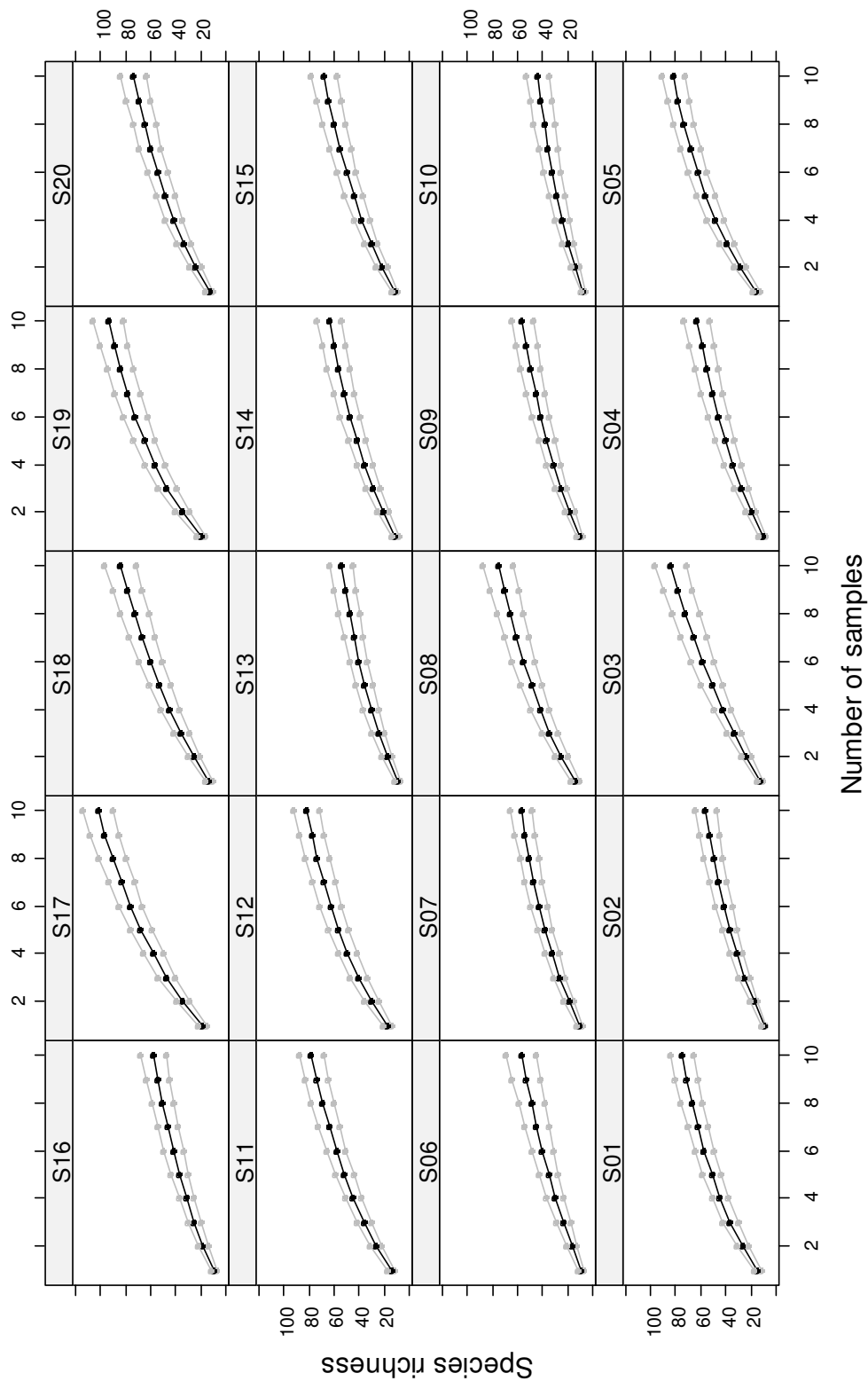
Supplement 2.

Individual-based rarefaction curves and corresponding 95% confidence intervals (faint lines) of carabid beetle species richness. Curves were estimated using EstimateS (Colwell 2013) with 100 randomisations, for the 20 study landscapes (S01 – S20).



Supplement 3.

Sample-based rarefaction curves and corresponding 95% confidence intervals (faint lines) of vascular plant species richness. Curves were estimated using EstimateS (Colwell 2013) with 100 randomisations, for the 20 study landscapes (S01 – S20).



Supplement 4.

Number of variables (K), Corrected Akaike information criterion (AICc), AICc difference with best model ($\Delta AICc$), and Akaike weights (w_i) of all models for carabids and plants species richness estimates. Results from the semi-natural / matrix and vegetation-defined landscape representations are presented. Supported model ($\Delta AICc < 4$) that were included in model averaging are indicated with *. Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. For a description of variables see Table 1.

Carabids

Model	Composition axis 1	Configuration axis 1	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
model 1 *	X	X	2	139.5	0.00	0.53
model 3 *		X	1	140.3	0.73	0.37
Null model			0	144.0	4.49	0.06
model 2	X		1	144.3	4.73	0.05

Plants

Model	Composition axis 1	Configuration axis 1	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
model 2 *	X		1	194.4	0.00	0.71
model 1 *	X	X	2	197.5	3.17	0.15
Null model *			0	197.9	3.54	0.12
model 3		X	1	200.7	6.33	0.03

Supplement 5.

Number of variables (K), Corrected Akaike information criterion (AICc), AICc difference with best model ($\Delta AICc$), and Akaike weights (w_i) of all models for carabids and plants species evenness. Results from the semi-natural / matrix and vegetation-defined landscape representations are presented. Supported model ($\Delta AICc < 4$) that were included in model averaging are indicated with *. Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. For a description of variables see Table 1.

Carabids

Model	Composition axis 1	Configuration axis 1	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Null model *			0	-53.7	0.00	0.42
model 3 *		X	1	-52.8	0.90	0.27
model 2 *	X		1	-52.2	1.50	0.20
model 1 *	X	X	2	-51.1	2.55	0.12

Plants

Model	Composition axis 1	Configuration axis 1	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Null model *			0	-143.2	0.00	0.61
model 3 *		X	1	-140.9	2.30	0.19
model 2 *	X		1	-140.5	2.75	0.16
model 1	X	X	2	-137.8	5.41	0.04

Supplement 6.

Number of variables (K), Corrected Akaike information criterion (AICc), AICc difference with best model ($\Delta AICc$), and Akaike weights (w_i) of all models for carabids and plants species richness estimates. Results from the semi-natural / matrix and vegetation-defined landscape representations are presented. Supported model ($\Delta AICc < 4$) that were included in model averaging are indicated with *. Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. For a description of variables see Table 1.

Carabids

Model	% SNH	SNH / Farmland	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Null model *			0	144.0	0.00	0.37
model 2 *	X		1	145.0	0.96	0.23
model 3 *		X	1	145.3	1.26	0.20
model 1 *	X	X	2	145.3	1.27	0.20

Plants

Model	% SNH	SNH / Farmland	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Null model *			0	197.9	0.00	0.53
model 2 *	X		1	199.2	1.34	0.27
model 3 *		X	1	200.6	2.71	0.14
model 1	X	X	2	202.0	4.16	0.07

Supplement 7.

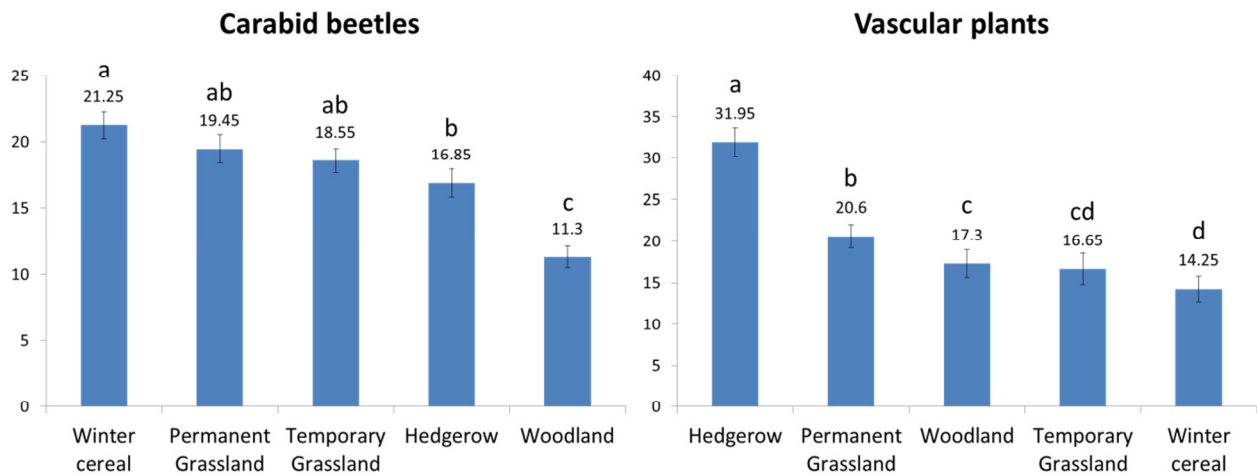
Number of variables (K), Corrected Akaike information criterion (AICc), AICc difference with best model ($\Delta AICc$), and Akaike weights (w_i) of all models for carabids and plants species evenness. Results from the semi-natural / matrix and vegetation-defined landscape representations are presented. Supported model ($\Delta AICc < 4$) that were included in model averaging are indicated with *. Models are ordered in terms of $\Delta AICc$. For a description of variables see Table 1.

Carabids

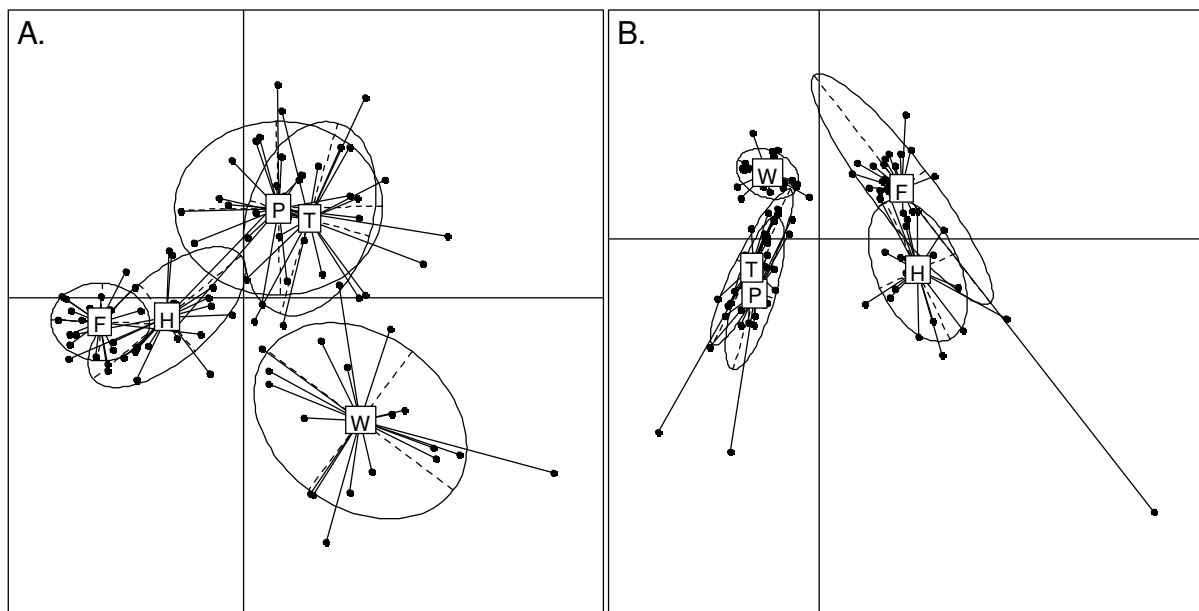
Model	% SNH	SNH / Farmland	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
model 2 *	X		1	-56.0	0.00	0.61
Null model *			0	-53.7	2.31	0.19
model 1 *	X	X	2	-53.2	2.81	0.15
model 3		X	1	-50.9	5.11	0.05

Plants

Model	% SNH	SNH / Farmland	K	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Null model *			0	-143.2	0.00	0.61
model 3 *		X	1	-140.8	2.44	0.18
model 2 *	X		1	-140.6	2.59	0.17
model 1	X	X	2	-137.7	5.50	0.04

Supplement 8.

Average species richness of the five sampled cover types. Using the same dataset as described in part I, we pooled data from the two patches of the same cover type within each of the 20 studied landscapes to obtain the diversity at the “alpha habitat” level (see part I, Figure 3). Letters indicates significant differences from generalized linear mixed models (GLMM) which included landscapes as nested factor. The multiple comparisons across all combinations of cover types were addressed by alternating each cover type as intercepts. For plant, we used a Poisson distribution because data did not follow a Normal distribution. Error bars represent the standard deviation of means.

Supplement 9.

Graphical representation of the first two PCA axes computed on carabid beetle (A) and plant (B) species presence / absence data. Points are clustered by cover types. F = forest. H = hedgerow. P = permanent grassland. T = temporary grassland. W = winter cereal. The PCAs were performed using the R package ‘Ade4’.

Chapitre 3



L'hétérogénéité paysagère : un filtre écologique sur les
traits d'histoire de vie

Chapitre 3 : L'hétérogénéité paysagère : un filtre écologique sur les traits d'histoire de vie

Résumé

L'hétérogénéité paysagère est considérée comme un déterminant principal de la biodiversité en zone agricole et représente donc un paramètre important pour les stratégies de conservation. Pourtant, la plupart des études en écologie du paysage mesurent la diversité gamma au niveau de l'habitat alors que l'estimation de la diversité gamma de multiples habitats, à l'échelle paysagère, semble plus appropriée. Cette étude a eu pour objectif de déterminer les effets de la composition et de la configuration paysagère sur la distribution des traits d'histoire de vie des coléoptères carabiques et des plantes vasculaires. Nous avons mesuré la diversité gamma de ces deux taxons en échantillonnant les trois habitats dominants (élément boisé, prairie et culture) dans 20 paysages de l'ouest de la France. Des analyses à trois tableaux (RLQ et Fourth Corner) ont été utilisées pour associer des traits de dispersion, de phénologie et de niveau trophique avec des descripteurs paysagers. La composition et la configuration des paysages ont significativement expliqué les variations de composition fonctionnelle observées entre les paysages. Les carabes et les plantes ont eu des réponses similaires concernant la phénologie, les paysages ouverts étant associés à des espèces ayant une reproduction précoce. Les relations les plus fortes entre traits et structure paysagère ont été observées pour les traits de dispersion des carabes. Ainsi, les espèces de grande taille et aptères étaient préférentiellement dans les paysages boisés tandis que les espèces de petite taille et macroptères dans les paysages ouverts. Les espèces de plantes ayant des graines lourdes dominaient dans les paysages intensifs (% culture élevé), probablement en conséquence de l'élimination des mauvaises herbes (qui souvent sont des espèces à graines légères). Les résultats de cette étude soulignent le rôle de la composition et de la configuration des paysages comme filtres écologiques et l'importance de préserver une diversité de types de paysages afin de maintenir la diversité fonctionnelle à l'échelle régionale.

Mots-clés : carabidae, flore, écologie du paysage, communauté, assemblage, agriculture

Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits

Under review in *Acta Oecologica*

Rémi Dufлот^{1,2} • Romain Georges¹ • Aude Ernoul¹ • Stéphanie Aviron² • Françoise Burel¹

¹ CNRS, UMR 6553 Ecobio, Université de Rennes 1

² INRA, UR 980, SAD-Paysage

Abstract

Landscape heterogeneity is a major driver of biodiversity in agricultural areas and represents an important parameter in conservation strategies. However, most landscape ecology studies measure gamma diversity at local scales, despite the assessment of multiple habitats at a landscape scale being more appropriate. This study aimed to determine the effects of landscape composition and spatial configuration on the distributions of carabid beetles and herbaceous plants life-history traits. Here, we assessed the gamma diversity of carabid beetles and plants by sampling three dominant habitats (woody habitats, grasslands and crops) across 20 landscapes in western France. RLQ and Fourth Corner three-table analyses were used to assess the association of dispersal, phenology, reproduction and trophic level traits with landscape characteristics. Composition and configuration were both significant in explaining functional composition. Carabid beetles and plants showed similar response regarding phenology, *i.e.* open landscapes were associated with earlier reproducing species. Carabid beetle dispersal traits exhibited the strongest relationship with landscape structure; for instance, large and apterous species preferentially inhabited woody landscapes, whereas small and macropterous species preferentially inhabited open landscapes. Heavy seeded plant species dominated in intensified agricultural landscapes (high % crops), possibly because of the removal of weeds (which are usually lightweight seeded species). The results of this study emphasise the roles of landscape composition and configuration as ecological filters and the importance of preserving a range of landscape types to maintain functional biodiversity at regional scales.

Keywords: carabidae, flora, landscape ecology, community, assemblage, agriculture

1. Introduction

Agricultural landscapes occupy approximately 75% of Europe (Robinson & Sutherland 2002), and support a high amount of plant and animal total biodiversity (Benton *et al.* 2003). Agricultural intensification and land-use changes represent major causes of biodiversity decline in agricultural landscapes (Strijker 2005). Since the 2000s, maintaining biodiversity in agricultural landscapes has become an important social and economic issue, with a focus on preserving ecosystem functioning and ecosystem services provision (Kleijn & Sutherland 2003 ; Millennium Ecosystem Assessment 2005 ; Le Roux *et al.* 2008).

Spatio-temporal landscape heterogeneity strongly influences the structure and composition of the species community, and is consequently an important parameter that should be considered in biodiversity conservation (Turner 1987 ; Huston 1995 ; Fahrig *et al.* 2011). In agricultural landscapes, short-term (crop rotation) and long-term (agricultural intensification) temporal changes represent important drivers of biodiversity (Ernault *et al.* 2006 ; Le Feon *et al.* 2013). Diversity is also influenced by spatial heterogeneity, which is defined as a combination of two components, compositional and configurational heterogeneity (Duelli 1992 ; Fahrig *et al.* 2011). Landscape composition affects diversity as habitat diversity influences plant, vertebrate and invertebrate diversity (Robinson *et al.* 2001 ; Benton *et al.* 2003 ; Poggio *et al.* 2010 ; Woodcock *et al.* 2010). Landscape configuration which can be measured from the length of edges (or boundaries), influences species movements and spillovers (Tscharntke *et al.* 2005b ; Brudvig *et al.* 2009 ; Blitzer *et al.* 2012 ; Concepcion *et al.* 2012). However, high landscape heterogeneity may also increase fragmentation *per se* and have negative effects on biodiversity. Hence, biodiversity is expected to peak at intermediate levels of heterogeneity. Yet, it remains unclear which ecological processes drive species response to landscape heterogeneity components in agricultural areas (Fahrig *et al.* 2011).

It is generally accepted that functional traits control species responses to landscape heterogeneity gradients (Barbaro & van Halder 2009 ; Vallet *et al.* 2010), and are readily linked with ecological processes (Díaz & Cabido 2001). Dispersal traits are considered to be the main traits affected by landscape heterogeneity (Piessens *et al.* 2004 ; Hendrickx *et al.* 2009). The phenology (Silvertown & Charlesworth 2001 ; Tremlova & Munzbergova 2007) and longevity (Lindborg 2007) of plants are also highly sensitive to landscape fragmentation. As local abiotic and biotic factors, landscape heterogeneity may therefore be considered as an ecological filter (Tonn *et al.* 1990), in which species from a regional pool are selected according to certain functional traits (Keddy 1992 ; Lomba *et al.* 2011). The species filtered by landscape composition and configuration represent the landscape species pool, with species being further selected by habitat type and local factors to form local species composition and diversity. Hence, it is essential to obtain knowledge about the landscape scale to describe the processes that govern ecological communities from the regional to the local scales.

In recent literature, some studies investigated the effect of landscape heterogeneity on gamma diversity, *i.e.* the “whole” diversity measured at a landscape scale (Bennett *et al.* 2006). Traditionally, the dominant “focal patch” approach has been used, which only tests the influence of landscape heterogeneity on a single site/patch (for a review see Thornton *et al.* 2011). In contrast, the assessment of gamma diversity allows the resulting overall diversity to be viewed, rather than the response of only one patch (Bennett *et al.* 2006). However, most existing studies that have used this approach, are focusing on a single habitat (Grasslands: Dauber *et al.* 2003; woodlands: Radford *et al.* 2005; hedgerows: Millan-Pena *et al.* 2003 ; Ernault & Alard 2011; crops: Concepcion *et al.* 2012). Such gamma diversity measures may be referred as “single-habitat gamma diversity”.

However, landscapes are mosaics of different habitats, supporting communities of varying species composition. Therefore, single-habitat gamma diversity only partially reflects overall landscape diversity, with the study of total landscape scale diversity being required to consider the diversity of multiple habitats, which we termed “multi-habitat gamma diversity”. Although mosaic-level diversity monitoring is important from a conservation and landscape planning perspective, there are limited studies using this approach (but see Liira *et al.* 2008).

Here, we investigated the distribution of dispersal, phenology, reproduction and trophic traits for carabid beetles and herbaceous plants along a gradient of spatial heterogeneity in typical western European agricultural landscapes. We evaluated multi-habitat gamma diversity, including crop habitats, to determine i) whether landscape heterogeneity (composition and configuration) serves as an environmental filter for species, ii) which functional traits are affected by the landscape heterogeneity, and iii) whether the observed response patterns could be extended to different species groups (*i.e.* across taxa).

2. Materials and methods

2.1. Study area

The study was conducted in hedgerow network agricultural landscapes located in the west of France (Fig. 1). These landscapes are typical of western Europe (Baudry *et al.* 2000) and have been subject to major modifications since the middle of the twentieth century because of agriculture intensification (Meeus 1993 ; Baudry & Papy 2001). The study area is located in a region where the dominant form of agriculture is mixed dairy farming and cereal production. The farmlands contain annual crops (mostly winter cereals, but also maize), along with temporary and permanent grasslands, and are separated by woodlands and hedgerows (termed woody elements here). These two types of grasslands are comparable in this area, as they are often similarly managed (Roche *et al.* 2010).

2.2. Sampling design

Twenty square-shaped landscape sites of 1 km² were selected to maximise landscape compositional and configurational heterogeneity (Fig. 1). From a regional habitat map derived from remote sensing data (COSTEL Land-cover map, Hubert-Moy L. *et al.* 2012), landscapes were selected based on the percentage of semi-natural covers (composition) and the length of edges between semi-natural covers and farmland (configuration). Within each studied landscape, we sampled carabid beetle and plant communities in the three characteristic habitats of the study area: crop, grassy, and woody habitats. Two patches of each habitat type were sampled in each landscape, *i.e.* two patches of the most abundant crop (winter cereals), two patches of grassland, and two patches of woody habitat. The variability in the types of woody habitat was addressed by sampling one hedgerow patch and one woodland patch. A total of 120 patches were sampled (6 in each landscape, Fig. 1).

Carabid beetles were sampled using two pitfall traps per patch. The traps were positioned 10 m from the patch margins. Traps were collected every two weeks, after being open for seven consecutive days. There were two sampling seasons: from May to June 2011 (containing four sampling periods), and September 2011 (containing 2 sampling periods), except for winter cereal patches, which were harvested in July. This sampling regime was designed to encompass the two main seasons during which carabid beetles emerge (Kromp 1999). Data from each trapping period were pooled by sampled patch, and carabid species were identified following (Roger *et al.* 2010).

Herbaceous plant species were sampled using three quadrats, the total area of which corresponded to the minimal recommended area of each habitat type (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). These quadrats were distributed along transects from the margin to the centre of the patch to sample edge and interior species. Grasslands and winter cereal crops were sampled using 2 m x 2 m quadrats, established at 2, 6 and 10 m from the patch margin. Woodlands were sampled using 5 m x 5 m quadrats, and were separated by a distance of 5 m. Hedgerows were sampled using 5 m x 2 m quadrats, and were separated by a distance of 5 m. Data from the three quadrats were pooled for each sampled patch.

We pooled data from the three habitats for every landscape to obtain the multi-habitat gamma diversity. We used specific occurrence within each landscape site, with every plant and carabid species being assigned a value from 0 to 6 (0 indicated absent from every cover type, and 6 indicated present in the two patches x three cover types). Occurrence was the selected measure because it allows the diversity of habitats to be considered.

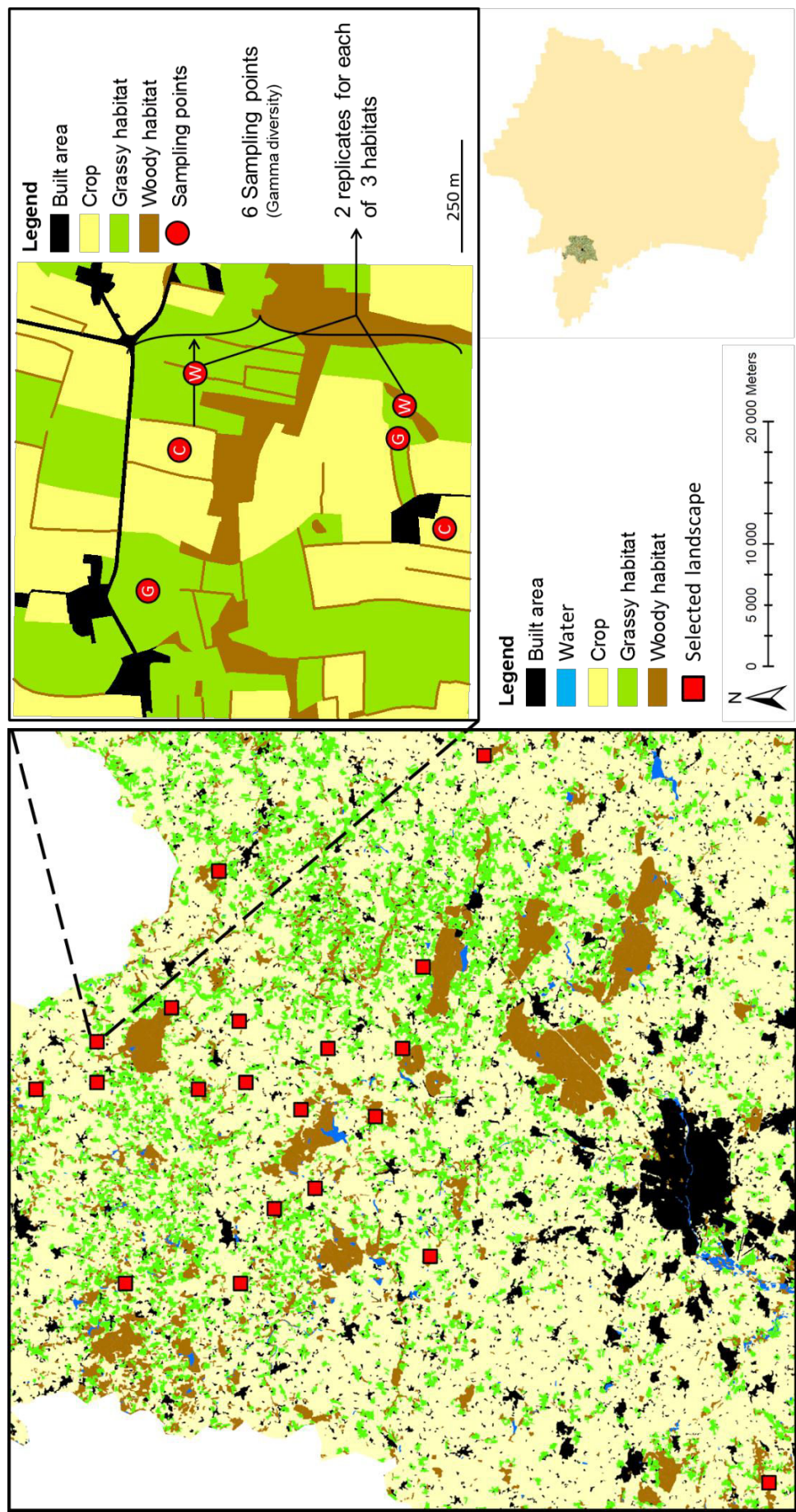


Figure 1. Map of the study area showing the 20 x 1km² selected landscapes (a) and the hierarchical sampling design of one of these landscapes (b). The sampled cover types are W: woody habitat, G: grassland and C: winter cereal crop.

2.3. Species traits

We selected four carabid beetle life-history traits (Table 1) that are associated with vital functions (reproductive phenology, diet and dispersal). First, we removed rare carabid species (less than 5 individuals found across all sampling sites, following Barbaro & van Halder (2009). We then extracted the selected trait values from previous studies (Ribera *et al.* 2001 ; Barbaro & van Halder 2009), and from a database currently under construction (BETSI 2012). Finally, we avoided any statistical bias by verifying that no trait categories contained too few species. Sixty-two carabid beetle species were included in the analyses, which represented 84.9% of the total sampled carabid species.

Table 1. Categories of life history traits used for carabid beetle species

Vital function	Carabid species traits	Categories	Code
Trophic level	Diet	Generalist predators	D_pred_g
		Specialist predators	D_pred_s
		Phytophagous	D_phyto
Dispersion	Wing system	Apterus	W_apr
		Dimorphic	W_dim
		Macropterous	W_macro
	Body size	Very small	BS_VS
		Small	BS_S
		Medium	BS_M
		Large	BS_L
		Very large	BS_VL
Phenology	Breeding season	Spring	BrS_spr
		Summer	BrS_sum
		Autumn	BrS_aut

For plants, we extracted trait values from existing databases (the Bioflor database, Kuhn *et al.* 2004, and the LEDA traitbase, Kleyer *et al.* 2008) to describe nine plant life-history traits that included phenology, reproduction and dispersal (Table 2). Species for which trait data were not available were excluded from the analyses. We analysed 153 herbaceous plant species, representing 88% of the total sampled herbaceous species. This ratio was consistent with Romermann *et al.* (2009), who retained at least 80% of the species pool. To avoid statistical bias, categories with too few species were merged with the closest ecological category (Barbaro & van Halder 2009).

Table 2. *Categories of life history traits used for herbaceous plant species*

Vital function	Plant species traits	Categories	Code
Dispersion	Seed mass Dissemination	Continuous trait	Seed_mass
		Anemochory	D_an
		Barochory	D_ba
		Zoochory	D_zoo
		Other dispersal mode	D_other
Phenology	Seed bank longevity	Transient	SBL_trans
		Short term	SBL_short
		Long term	SBL_long
	Age of first flowering	Within 1 year	AOF_early
		More than 1 year	AOF_late
	Life span	Annual and biennial	LS_a
		Perennial	LS_p
	Beginning of flowering	[January-March]	BOF_early
		[May-June]	BOF_med
		[July-September]	BOF_late
	Duration of flowering (nb. of months)	Very short (< 3)	DOF_VS
		Short ([3-4])	DOF_S
		Long (> 4)	DOF_L
Reproduction	Type of reproduction	Only by seed	TR_s
		Mostly by seed, rarely vegetatively	TR_ssv
		By seed and vegetatively	TR_sv
	Pollen vector	Insect	PV_in
		Selfing	PV_se
		Wind	PV_wi
		Various pollen vectors	PV_var

2.4. Landscape descriptors

Descriptors of landscape heterogeneity were computed from detailed land-cover maps of each 1 km² landscape with Chloe 3.1 software (Baudry *et al.* 2006). Six landscape descriptors were computed to quantify variability in landscape composition and configuration. Composition was estimated using the percentage coverage in woody (woodlands and hedgerows), grassy (permanent and temporary grasslands) and crop habitats. Landscape spatial configuration was evaluated using the length of the three edge types among the three habitat categories ('woody.crop', 'woody.grassy', 'grassy.crop').

2.5. Statistical analyses

Two types of three-table analysis method were conducted to associate carabid beetles and plant traits with landscape descriptors (as recommended by Dziock *et al.* 2011). Specifically, we used RLQ analysis (Doledec *et al.* 1996) to obtain a graphic display, and Fourth Corner analysis (Dray & Legendre 2008) for statistical power. All analyses were computed using the 'ade4' package in R 3.00 software.

RLQ analysis was used to provide simultaneous ordination, and to analyse the joint structure of the three datasets: R (landscape descriptors), L (carabid beetles and plant occurrence data) and Q (species traits). First, all tables were analysed separately using the appropriate ordination method. Correspondence Analysis (CA) was used to analyse the L-species table. The R-landscape descriptors table was analysed using Principal Component Analysis (PCA), with the CA site scores being used as row weighting to couple R and L. The Q-trait tables for carabid beetles and plants were analysed respectively by Multiple Correspondence Analysis (MCA), and by a Hill Smith PCA, which combines quantitative and qualitative variables, using CA species scores as a column weighting to couple Q and L. Subsequently, RLQ analysis was used to combine the independent analyses in a simultaneous ordination. We tested the significance of the relationship between species traits and landscape descriptors (significance level at $\alpha = 0.05$) using a Monte Carlo test (999 permutations).

Fourth Corner analysis was used to quantify and test the correlation between each trait category and each landscape descriptor. Two permutation tests were applied to determine correlation significance (Models 2 and 4, as recommended by (Dray & Legendre 2008)). First, we tested the null hypothesis that “species assemblages are randomly attributed to sites, irrespective of the site characteristics” using 9999 permutations of site vectors (rows of L). Then, we tested the null hypothesis that “species are distributed irrespective of their traits” using 9999 permutations of species vectors (columns of L). From these two randomisation models, the largest p-value was selected to establish significant correlations. The use of multiple landscape descriptors in the R-landscape descriptors table required Bonferroni correction. Furthermore, because two permutation models were used, we used the square root of this corrected alpha level (Dray & Legendre 2008 ; Dziock *et al.* 2011). Therefore, the alpha value used to determine statistical significance in the Fourth Corner analysis was $\alpha < 0.091$.

3. Results

3.1. Global effects of landscape heterogeneity on species trait distributions

RLQ analysis showed that carabid beetle and plant functional compositions were significantly related with landscape descriptors (permutation test, p -value = 0.020 and 0.019 respectively). The two first RLQ analysis axes accounted for 91.4% of total carabid community variance (75.2 and 16.2%, respectively; Fig. 2a), and 82.5% of the total plant community variance (42.4 and 40.1%, respectively; Fig. 2b).

For both taxa, the composition and configuration descriptors were well correlated with the first two RLQ analysis axes (Fig. 2). For carabid beetles (Fig. 2a), the first axis explaining the functional traits distribution opposed landscapes supporting increased woody habitats area and open landscapes with many grassland and crop. The second axis differentiated landscapes with large areas of grasslands from landscapes supporting other habitat types (crops and woodlands). For plants (Fig. 2b), on the first axis, landscape descriptors associated with functional trait distributions were the descriptors associated to grasslands vs. descriptors associated to crops. The second axis differentiated landscapes supporting increased woody habitats area from open landscapes with many grassland and crop.

The highest correlation ratio between RLQ analysis axes and species traits were obtained for carabid beetle body size, wing system and breeding season (Table 3). The plant traits showed a weaker association to the RLQ analysis axes (Table 3). Plant seed mass, seed bank longevity, beginning of flowering and type of reproduction were associated with one of the two RLQ analysis axes. In addition, plant dissemination and pollen vector were equally correlated with the two axes (Table 3).

Table 3. Correlation ratios (CR) between carabid beetle traits (a) or herbaceous plant traits (b) and the two first axes of RLQ analysis. Traits with highest correlation ratio are in bold.

	Species trait	CR Axis 1 RLQ	CR Axis 2 RLQ
(a) Carabid beetles	Diet	0.03	0.02
	Wing system	0.13	0.01
	Body size	0.18	0.10
	Breeding season	0.24	0.01
(b) Herbaceous plants	Seed mass	0.03	0.01
	Dissemination	0.02	0.02
	Seed bank longevity	0.00	0.04
	Age of first flowering	0.02	0.00
	Life span	0.00	0.03
	Beginning of flowering	0.00	0.07
	Duration of flowering	0.02	0.00
	Type of reproduction	0.03	0.02
	Pollen vector	0.02	0.02

3.2. Relationships between trait categories and landscape descriptors

The results of the RLQ analyses were combined with Fourth Corner analysis. The latter showed significant correlations for landscape descriptors with carabid beetle and plant trait categories (p -value < 0.091, Table 4 and 5). The traits that were associated to the RLQ analysis axes were also significantly associated to the landscape descriptors in Fourth Corner analyses, except for plant dissemination and pollen vector. Therefore, these traits were not considered to be affected by landscape heterogeneity.

In wooded landscapes, carabid communities were dominated by apterous species, along with summer and autumnal breeders. In comparison, landscapes supporting a lower amount of woody habitats contained more spring breeders and macropterous species (Table 5). These results are supported by the distribution of these traits along the first axis of the RLQ analysis (Fig. 2a). Regarding body size, medium-sized carabid beetles were significantly less common in landscapes with more ‘woody.grassy’ edges (Table 5). In addition, the RLQ analysis showed that very large and large sized carabid species were associated with wooded landscapes. In comparison, medium and small sized species were associated with landscapes characterised by higher crop percentages and greater lengths of ‘grassy.crop’ edges (Fig. 2a).

Table 4. Fourth Corner analysis of the effects of landscape descriptors on carabid beetle traits. + and - symbols correspond respectively to positive and negative correlations between the considered trait category and landscape descriptor. Only the significant correlations (p -values < 0.091, see method section for explanation) are reported, empty cells represent non-significant correlations. See Table 1 for trait codes. In bold are the traits that were correlated with RLQ axes and showing significant correlation with Fourth Corner.

		Woody	Grassy	Crop	Woody.Grassy	Grassy.Crop	Woody.Crop
Diet	D_pred_g D_pred_s D_phyto						
Wing System	W_apt W_dim W_macro	+					
Body Size	BS_VS BS_S BS_M BS_L BS_VL				-		
Breeding Season	BrS_spr BrS_sum BrS_aut	- + +					

For plants, landscapes with increased edge lengths between grasslands and crops enhanced species that have an intermediate flowering period. In comparison, late flowering species favoured woody landscapes (Table 5; opposite responses to ‘grassy.crop’ and ‘woody’). Species that primarily reproduce with seeds and that have high seed bank longevity were associated with woody landscapes. In comparison, species that mostly used vegetative reproduction and that have transient seeds were less common in these landscapes (Table 5). The trends observed from the Fourth Corner analyses were consistent with the trait distributions along the second axis of the RLQ analysis (Fig. 2b). In addition, plant species with lightweight seeds were associated with landscapes supporting a

high proportion of grassy habitats ('grassy'), whereas heavy seeded species were associated with highly cultivated landscapes ('crop') and greater 'woody.crop' length edges (Table 5). These results match the variation in seed mass that was observed along the first axis of the RLQ analysis (Fig. 2b).

Table 5. Fourth Corner analysis of the effects of landscape descriptors on herbaceous plant traits. + and - symbols correspond respectively to positive and negative correlations between the considered trait category and landscape descriptor. Only the significant correlations (p -values < 0.091, see method section for explanation) are reported, empty cells represent non-significant correlations. See Table 2 for trait codes. In bold are the traits that were correlated with RLQ axes and showing significant correlation with Fourth Corner.

		Woody	Grassy	Crop	Woody.Grassy	Grassy.Crop	Woody.Crop
Seed Mass	Seed_mass		-	+			+
Dissemination	D_an						
	D_ba						
	D_other						
	D_zoo						
Seed Bank	SBL_long	+					
Longevity	SBL_short						
	SBL_trans	-					
Age of First Flowering	AOF_early				-		
	AOF_late				+		
Life Span	LS_a	+					
	LS_p	-					
Beginning Of Flowering	BOF_early						
	BOF_late	+				-	
	BOF_med	-				+	
Duration Of Flowering	DOF_L						
	DOF_S						+
	DOF_VS						-
Type of Reproduction	TR_s	+					
	TR_ssv						+
	TR_sv						
Pollen Vector	PV_in						
	PV_se						
	PV_var						
	PV_wi						

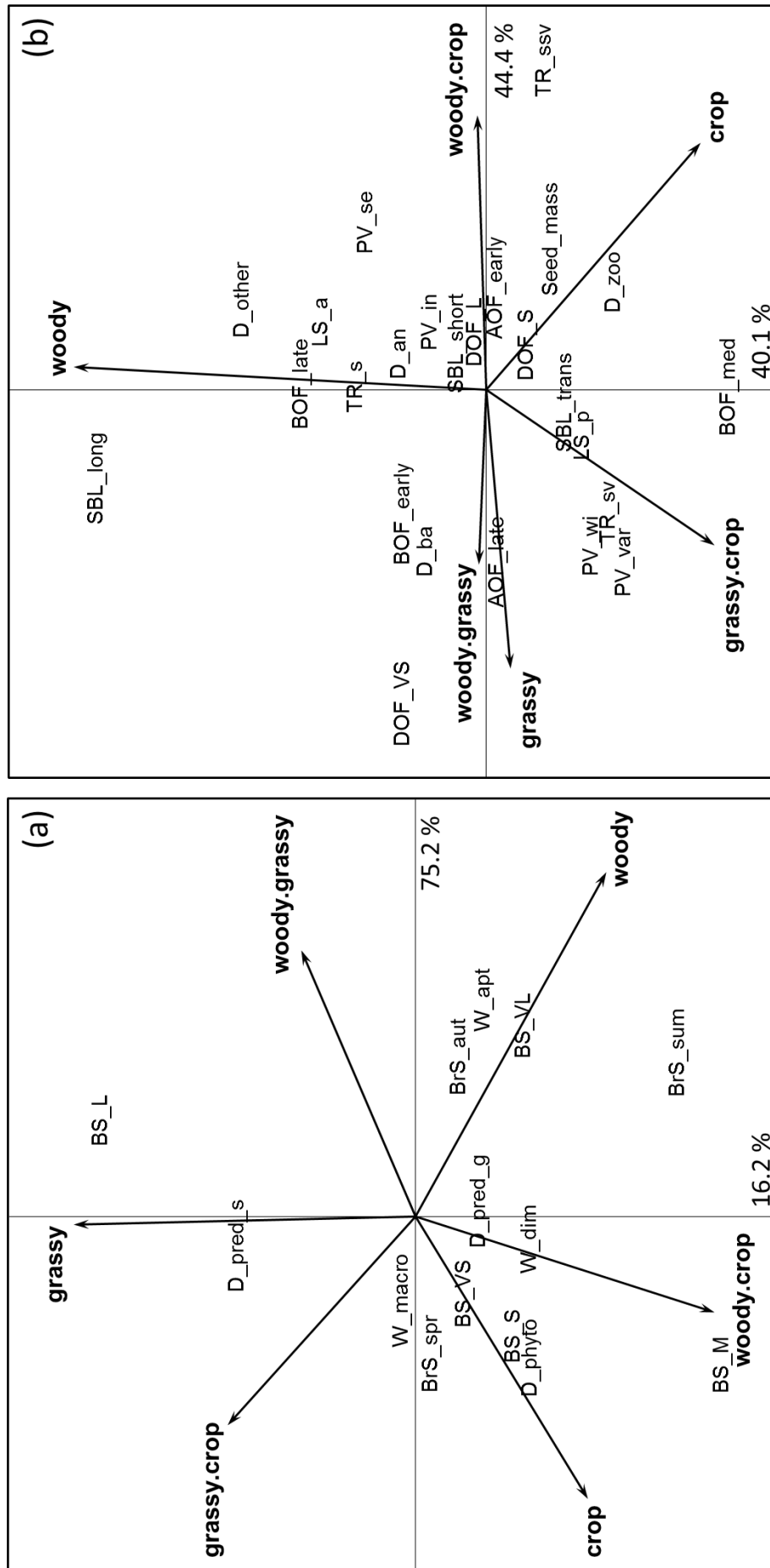


Figure 2. Ordination of landscape descriptors and species trait categories along the two first axes of the RLQ analysis, for carabid beetles (a) and herbaceous plants (b). Proportion of variance explained by the axes is given in *italic*. See Table 1 for trait category codes.

4. Discussion and Conclusions

4.1. Landscape composition and configuration: two drivers of gamma diversity functional composition

This study shows that landscape heterogeneity acts as an ecological filter on the functional composition of landscape-level diversity. We found that the two heterogeneity components, composition and configuration, contributed in the selection of species based on their phenology, reproduction and dispersal traits. Previous studies have already reported such landscape filtering on carabid wing systems (Hendrickx *et al.* 2009 ; Wamser *et al.* 2012), breeding season (Purtauf *et al.* 2005b) and body size (Kotze & O'Hara 2003), in addition to plant seed mass (Westoby *et al.* 1996 ; Tremlova & Munzbergova 2007), beginning of flowering (Silvertown & Charlesworth 2001) and seed bank longevity (Tremlova & Munzbergova 2007). However, these studies focused on one particular habitat (*e.g.* grasslands or crops), whereas the current study detected these relationships for multi-habitat gamma diversity. Thus, we show that the dominance of a given trait category in a given landscape type indicates that all local community types tend to contain a greater frequency of species from a considered group, irrespective of habitat type. This observation implies that such species selection does not only occur at the habitat level, but also at a larger scale.

To our knowledge, only Liira *et al.* (2008) and Lomba *et al.* (2011) addressed the question of landscape filter effects on multi-habitat gamma diversity. Both studies found that landscape heterogeneity influenced plant functional composition, which is consistent with our findings. However, we used different traits compared to the previous studies; for instance, these studies did not include dispersal traits (dissemination type and seed mass). Hence, our study provides novel information about the landscape filtering effects on dispersal, which is a major landscape-level ecological process. In addition, the type of statistical analysis used by the previous studies did not explicitly quantify which traits caused the greatest species response to landscape heterogeneity gradients. In the current study, we used RLQ and Fourth Corner analyses to overcome this limitation, leading us to identify the reproduction period and dispersal capacity as the main traits that are affected by landscape heterogeneity.

Our results highlight the importance of taking compositional and configurational landscape heterogeneity into account, as both components played a significant role in landscape filtering effects. This phenomenon was particularly noticeable for carabids and plant dispersal traits, because experimental-based and theoretical-based literature usually considers a major influence of landscape configuration on dispersal (see *e.g.* Hendrickx *et al.* 2009 for carabids or Piessens *et al.* 2004) for plants). However, the present study showed that the two heterogeneity components influenced dispersal traits selection at the landscape level (gamma diversity). Prior studies showed that landscape configuration had an effect on dispersal (Westoby *et al.* 1996 ; Tremlova & Munzbergova 2007); however, the current study showed that compositional heterogeneity was the main factor influencing plant dispersal traits. The functional composition of the plant community at the landscape level (*i.e.* for all considered habitats) might largely depend on the dominant habitat type. Therefore, changes in habitat dominance along the composition gradient are expected to have a major influence on total functional composition, including dispersal traits.

4.2. Landscape stability: an ecological filter of carabid beetles and herbaceous plants

This study showed that two spatial heterogeneity gradients influenced the functional composition of carabid beetle and plant communities in the studied landscapes. Some traits were selected along a gradient of increasing landscape openness (opposing woody landscapes to landscapes dominated by open habitats). In comparison, other traits were distributed along a gradient of increasing agricultural use (grassland vs. annual crops). These gradients may be considered as gradients of landscape stability. Indeed, open landscapes tend to be more disturbed due to intensified farming, whereas woody landscapes support greater amounts of stable habitats and less intensified farming systems (Meeus 1993 ; Baudry & Papy 2001). In addition, farming practices (such as ploughing and pesticide use) are more frequent in annual crops, which also have a faster turnover due to crop rotation compared to grasslands. These inter- and intra- annual disturbances alter the stability of landscapes that have greater amounts of open habitats and where the annual crops dominate over grasslands. Hence, landscape stability, representing a measure of temporal heterogeneity, seems to exert a selective pressure on both carabid and plant species according to their phenology and dispersal capacity.

The gradient related to landscape openness selected early reproductive species for both carabid beetles and plants (breeding season and beginning of flowering). In the more disturbed landscapes, these species may reproduce before the onset of the main agricultural disturbances (*e.g.* mowing, grazing, pesticide spraying and harvest), resulting in higher reproductive success and persistence. This hypothesis supports local-scale studies showing that spring breeding carabid species are more abundant in open landscapes (Purtauf *et al.* 2005b ; Barbaro & van Halder 2009) and that early flowering species are selected in managed and disturbed sites (Ollerton & Lack 1992 ; Silvertown & Charlesworth 2001). Landscape openness also selected plant species with vegetative reproduction and transient seeds. In unstable open landscapes, transient seeded species might benefit their quick emergence rates, enabling them to develop before destruction or predation. Vegetative-reproducing species are adapted to disturbances, as they are able to reproduce and continue developing even when cut (harvest, mowing) or grazed. The similar trends observed for these two ecologically different taxonomic groups (herbaceous plants and carabid beetles) indicates that strong landscape filtering on the reproduction period at the scale of gamma diversity could be generalised to other taxonomic groups.

Carabid beetles and plant species experienced contrasting filtering effects on their dispersal traits with respect to landscape stability gradients. Carabid beetle dispersal traits were mainly selected by the landscape openness gradient. Landscapes dominated by annual crops and grasslands selected highly mobile carabid species (small, macropterous), which are able to adapt to rapidly changing spatial distributions in resources (Holland 2002). In these landscapes, a high amount of edges between grasslands and annual crops may favour movement between highly disturbed crops and more stable grasslands, which act as temporary refuges or permit complementation (Purtauf *et al.* 2005b). Low mobility species (large, apterous) were associated with stable landscapes, where they probably benefited from higher amounts of woody habitats (Kromp 1999). These species that often need a combination of both woody and crop habitats might also benefit from edges between woody habitats and crops in these landscapes (Tscharntke *et al.* 2005b). In contrast, plant dispersal traits (*i.e.* seed mass) were selected by the gradient of agricultural use (grasslands vs. crops). Dispersal modes were not influenced by landscape structure, which contradicted most previous studies (Piessens *et al.* 2004 ; Tremlova & Munzbergova 2007), except one recent study (Alignier *et al.* 2012). Landscapes with increased amounts of stable habitats (grassland) favoured lightweight seeded species. In comparison, heavy weight seeded species were favoured in landscapes with an increased

proportion of annual crops and ‘woody.crop’ edges length. These landscapes are subject to higher herbicide use, and are characterised by a low diversity and abundance of arable weeds (Storkey *et al.* 2012), which largely support lightweight seeds. Moreover, farmers commonly use herbicides on the adjacent hedgerows or woodlot edges of crop fields to reduce colonisation by non-crop plants (Jamoneau *et al.* 2011). These practices reduce the quantity of weeds, and explain the effect of ‘woody.crop’ edges.

4.3 Conclusions

We used multi-habitat gamma diversity to study variation in plant and carabid beetle functional composition across a landscape heterogeneity gradient. As a result, we demonstrated the role of landscape stability as an ecological filter of carabid beetles and herbaceous plants in relation to their dispersal and phenology traits. We suggest that future work focused on studying the role of landscape as ecological filter of gamma diversity, should compare the response of multiple taxa by grouping ecological traits within shared ecological functions. Such research would help identify general rules about species responses to landscape heterogeneity, in addition to linking these effects to ecosystem functioning. We found that different landscapes support different sets of functional groups, indicating that all functional groups cannot be preserved at the same time, which is an important issue for conservation management. Hence, it seems that it is necessary to preserve a diversity of landscape types to preserve functional biodiversity at a regional scale.

5. Acknowledgements

R. Duflot benefited from a PhD grant from Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) and Centre National de la Recherche Scientifique – Institut Ecologie et Environnement (CNRS-InEE). Additional financial support was provided by the DIVA-Corridor research project from the French Ministry of Ecology. We are grateful to M. Hedde, manager of BETSI (A database for Biological and Ecological functional Traits of Soil Invertebrates), for sharing data. Our research also benefited from the Zone-Atelier Armorique, which is financially supported by INRA and CNRS-InEE. We thank F. Ballaud for assistance with data collection.

Chapitre 4



Dynamique intra-annuelle des couverts cultivés :
conséquences sur les communautés de coléoptères carabiques

Chapitre 4 : Dynamique intra-annuelle des couverts cultivés : conséquences sur les communautés de coléoptères carabiques

Résumé

Il a été montré que l'hétérogénéité du paysage est un facteur majeur à prendre en compte pour le maintien de la biodiversité des paysages agricoles et les services écosystémiques qui y sont associés. Des études récentes suggèrent que des processus de complémentation spatio-temporelle pourraient avoir lieu entre des cultures semées à différentes saisons (cultures d'hiver vs. cultures de printemps), et qui offriraient donc des ressources asynchrones pour les espèces. L'objectif de la présente étude a été de tester l'existence de processus de complémentation et de 'spillover' saisonniers entre des cultures d'hiver et de printemps (céréales d'hiver vs. maïs) à l'échelle du paysage, pour les communautés de carabes. La richesse, la composition spécifique et l'activité-densité des carabes de ces deux types de cultures ont été comparées entre 20 paysages dont la disponibilité (surfaces relatives) et la configuration (longueur d'interfaces) des cultures d'hiver et de printemps varient. Les parcelles de maïs ont été échantillonnées au printemps et en fin d'été pour faire une comparaison entre les saisons. Comme attendu, la richesse et l'activité-densité totale des carabes étaient significativement plus élevées dans les parcelles de céréales d'hiver que dans celles de maïs au printemps. Cependant, certaines espèces étaient plus abondantes dans les maïs. Les interfaces 'culture d'hiver – culture de printemps' ont eu un effet négatif sur l'activité-densité des carabes dans les céréales d'hiver au printemps, probablement car les maïs ont eu un rôle d'habitat puits. L'activité-densité dans les deux types de cultures a bénéficié des adjacences entre cultures et éléments boisés. L'hétérogénéité des éléments cultivés et non-cultivés n'a pas eu d'effet sur la richesse spécifique dans l'ensemble des cultures au printemps. Les différences de composition spécifique observées dans les maïs entre les deux saisons semblent essentiellement liées à la phénologie des espèces. En effet, des espèces tardives ont été trouvées dans les maïs en fin d'été. Nous n'avons pas trouvé d'indication de complémentation spatio-temporelle, mais différentes espèces bénéficient des céréales d'hiver et des maïs au printemps et à l'automne, ce qui augmente la diversité totale à l'échelle du paysage. Nous confirmons le rôle des adjacences entre cultures et éléments boisés pour la conservation de communautés de carabes abondantes dans les céréales d'hiver et le maïs. En conclusion, nous avons trouvé qu'il existe des dynamiques de population entre parcelles cultivées de différentes natures, et suggérons que l'hétérogénéité de l'espace cultivé soit mieux prise en compte dans les recherches futures sur la biodiversité des paysages agricoles.

Mots-clés : hétérogénéité paysagère, biodiversité, complémentation, dynamique des populations, spillover, système de culture

Intra-annual farmland cover dynamics: consequences of shifting crop habitat suitability on carabid beetle communities

Under review in Agriculture Ecosystem & Environment

Rémi Dufлот^{1,2} • Stéphanie Aviron² • Aude Ernoult¹ • Françoise Burel¹

¹ CNRS, UMR 6553 Ecobio, Université de Rennes 1

² INRA, UR 980, SAD-Paysage

Abstract

Landscape heterogeneity has been shown to be a major factor to maintain biodiversity and related functions in agricultural areas. Recent studies suggested that spatio-temporal complementation processes occur between crops sown at different seasons (winter vs. spring), and that would offer asynchronous resources and shelter for species. The present study assessed the existence of seasonal complementation and spillovers between winter and spring crop fields at the landscape level (winter cereals vs. maize) for carabid beetles. Species richness, species composition, and activity-density of carabids in these two crop types were compared across 20 landscapes varying for availability (relative surface) and spatial configuration (interfaces length) of winter and spring crops. Maize fields were sampled in spring and late summer for comparison over time. As expected, carabid species richness and total activity-density were significantly higher in winter cereals than in maize crops during spring, although some species were more abundant in maize. 'winter crop / maize crop' interfaces lowered activity-density in wheat fields in spring, probably because maize fields act as sinks. Activity-density of the two crop types benefited from adjacencies between woody habitats and crops. Crop and non-crop heterogeneity landscape descriptors had no effect on species richness in spring. Species composition differences between seasons in maize fields seemed resulting from species phenology. Indeed, some late-active species were found in maize in autumn. We found no evidence of spatio-temporal complementation, but, different species can benefit from winter cereals and maize in spring and late summer, increasing the overall gamma diversity. We confirm the role of adjacencies between woody and cultivated habitats for the conservation of abundant carabid communities in winter cereals and maize. We conclude that there are between-fields population dynamics, and advocate for a better consideration of farmland heterogeneity in future research.

Keywords: landscape heterogeneity; biodiversity; habitat complementation; arthropod population dynamics; spillover ; cropping systems

1. Introduction

Maintaining biodiversity in agricultural areas is a foremost social, economic and political issue since the recognition of the importance of biodiversity for agro-ecosystem functioning and ecosystem services provision (Robinson & Sutherland 2002 ; Millennium Ecosystem Assessment 2005 ; Le Roux *et al.* 2008). One of the major drivers of biodiversity is landscape spatial heterogeneity (Turner 1987 ; Huston 1995 ; Fahrig *et al.* 2011). In agricultural landscapes, the amount (surface) of semi-natural habitats have been shown to exert a positive effect on vascular plants, arthropods, birds and small mammals (*e.g.* Benton *et al.* 2003 ; Burel *et al.* 2004 ; Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008). However, many species, particularly in the group of arthropods, depend not only on semi-natural habitats but also on cultivated lands to fulfil their entire life cycle (Kromp 1999 ; Tscharntke *et al.* 2007). Typically, many beneficial arthropods or crop pests overwinter in semi-natural elements and feed and reproduce in crops (Sotherton 1984, 1985 ; Kromp 1999 ; Pywell *et al.* 2005 ; Griffiths *et al.* 2007), which are highly productive habitats (Tscharntke *et al.* 2005a ; Rand *et al.* 2006). This complementation process is defined as the provision of non-substitutable resources by different habitat types (Dunning *et al.* 1992). To benefit from these resources, available at different places and/or time, individuals have to cyclically migrate between the required cultivated and non-cultivated elements (Coombes & Sotherton 1986 ; Wissinger 1997 ; Tscharntke *et al.* 2005b) resulting into spillovers (Tscharntke *et al.* 2005b ; Rand *et al.* 2006 ; Blitzer *et al.* 2012 ; Tscharntke *et al.* 2012). Spillovers from semi-natural to cultivated fields have been largely described, and the dynamic of crops also creates spillovers in the opposite direction, *i.e.* from crop fields to semi-natural elements (Tscharntke *et al.* 2005b ; Rand *et al.* 2006 ; Tscharntke *et al.* 2007 ; Blitzer *et al.* 2012 ; Tscharntke *et al.* 2012). Indeed, abiotic (*e.g.* microclimate or shelter against predators) and biotic resources (*e.g.* prey availability or plant nutritional value) in crops are ephemeral and available only a part of the year. When crops become unsuitable, species find alternative resources and refuges in semi-natural habitats (Tscharntke *et al.* 2005b).

A few recent studies advocated that resource complementation and associated spillover processes might not be restricted to exchanges between semi-natural and cultivated elements but may also take place between different crop fields (Carriere *et al.* 2006 ; Vasseur *et al.* 2013). Between-fields asynchrony of farming practices and crop cover states might ensure a temporal continuity of resources for species and allow them to compensate for the ephemeral suitability of crops by complementing resources from different crops or fields (Carriere *et al.* 2006 ; Rand *et al.* 2006 ; Vasseur *et al.* 2013). Different crop fields are expected to provide the same type of resources (*e.g.* shelter and trophic resources) but not at the same period of the year. Therefore, they are not substitutable over time, and the use of different crop habitats could be called spatio-temporal complementation (Vasseur *et al.* 2013). Some local scale empirical studies suggest that spillover resulting from such processes occur between winter and spring crops, which are sown and harvested at different times in the year and provide resources at different seasons (spring/early summer and late summer/autumn respectively). For instance, senescence and harvest of winter crops in mid-summer were shown to force crop pests to colonize adjacent or surrounding spring crops (Men *et al.* 2004 ; Bressan *et al.* 2010). Other results suggest that predatory arthropods such as carabid beetles also leave winter crops after harvest to take refuge in adjacent spring crops, probably due to the reduction of prey populations and shelter (Men *et al.* 2004 ; Burel *et al.* 2013). Another consequence of asynchrony of crop types is that, at a given time, winter and spring crops have varying habitat quality. These differences are likely to drive source-sink dynamics and result in spillover from the habitat of high quality to the one of lower quality, and the relative amount between the two crop types might be decisive in its effect on populations (Dunning *et al.* 1992). Because they are landscape

processes, landscape composition and spatial organisation, *i.e.* landscape heterogeneity, is expected to influence spatio-temporal complementation and source-sink relationships. However, empirical studies focussing on the farmland heterogeneity with a landscape perspective are still missing.

The objectives of the present study were to assess the existence of source-sink relationships in spring and spatio-temporal complementation between spring and late summer in winter crop (winter cereals) and spring crop (maize) for carabid beetles (Carabidae, Coleoptera). Because they are landscape scale processes, they were addressed by looking at the effect of farmland heterogeneity on carabid beetle communities. Carabid beetle species richness, activity-density, and specific composition of crop fields were compared across 20 landscapes with varying availability and spatial configuration of winter and spring crops. Winter crop fields were investigated in spring and spring crop fields in spring and late summer, allowing for comparison between seasons. Farmland composition was described by the ratio of winter crops / spring crop coverage, which indicates balance or dominance of one crop type over the other. Spatial organisation of crops was addressed by the length of interfaces between winter and spring crops, which reflect adjacencies between the two crop types. We tested the following hypotheses:

(H1) In the spring season, winter crops, with dense cover, offer habitats of greater quality for carabid beetles and exhibit higher species richness and activity-density relative to spring crops, which exhibit bare soil or sparse vegetation cover.

(H2) During the same period, habitat quality differences generate source-sink relationships between winter and spring crops. Carabid species richness and activity-density in winter crops are lower when spring crops are dominant (low ratio) due to sink effects of spring crops. On the contrary winter crops act as sources of carabids for adjacent and surrounding fields, and spring crops experience higher species richness and activity density when the winter crops are dominant (high ratio). In both cases, sources-sinks effects and associated spillovers from winter to spring crops will be enhanced when spring crops are frequently adjacent to winter crops (high interface length) in the landscape.

(H3) In late summer, the harvest of winter crops and vegetation growth in spring crops result in spillovers of carabid beetles from winter to spring crops due to spatio-temporal complementation processes. Carabid species richness and activity-density in spring crops are enhanced in landscapes with high coverage of winter crops (high ratio) and many adjacencies between both crop types (high interface length).

2. Methods

2.1. Study area and site selection

The study was located in a hedgerow landscape (bocage), in Ille-et-Vilaine department (6 775 km²), Brittany region, western France. This agricultural area is dominated by mixed dairy farming and cereal production. Farmlands are mostly occupied by winter cereals (wheat and barley), maize, and grasslands.

The landscape selection aimed at creating a gradient of farmland composition and configuration, *i.e.* maximizing the range of value for the ratio % winter crops / % spring crops and the length of interfaces between winter and spring crops, which are the two landscape descriptors of interest. A raster map of the study area was created grouping the land cover types into five categories: woody habitats (hedgerows and woodlots), grasslands, winter crops (mostly cereals but also some rapeseed), spring crops (maize) and unsuitable habitats (roads, built-up area and water). This map was divided into squared moving windows of 1 km², using Chloe 3.1 software (Baudry *et al.* 2006), which is a routine especially designed for landscape analyses. Within each window / landscape, we computed the cover percentage of each land use category and the interfaces length of each interface type. From this set of study sites, 20 non-overlapping 1km² landscapes were selected according to their ratio (from 0.66 to 5.20) and interface length (from 0.02 to 2.20 km) between winter and spring crops. Also, the variability of woody habitats and grassland coverage was kept as low as possible (from 9 to 28 % and 11 to 40 % respectively).

2.2. Carabid beetle surveys

In each landscape, two winter crop (winter cereals) and two spring crop (maize) fields were sampled. Winter cereals were wheat (36 fields), barley (four fields) and triticale (two fields). These three crop types are very similar regarding phenology, sowing period and agricultural practices. Data from the two fields of the same crop type in each landscape were pooled to obtain the number of species for each crop types at the landscape scale (alpha habitat, *sensus* Crist *et al.* 2003).

In each field, carabid beetles were sampled using four pitfall traps distributed at two sampling plots, to account for local variability within sampled fields. Sampling plots were located 15m from field margins and 15 m apart from each other. Data from all traps of the same field were pooled together. A first trapping session was done in the spring season (from May to June) in winter cereal and maize fields. Additionally, maize fields were sampled in late summer (from August to September) to enable comparisons of carabid communities before and after harvest of winter cereals. Traps were collected every two weeks after being opened for seven days, leading to four trapping periods in the spring season and three trapping periods in late summer. For each crop type, data from the four or three trapping periods were pooled to obtain the total number of carabid species and individuals (activity-density) in the spring and late summer seasons respectively.

Carabid species were identified following (Roger *et al.* 2010) which used the updated carabid scientific names from Fauna Europaea. We removed from the analysis the rare carabid species, *i.e.* species with less than five individuals found over all the sampling period (Barbaro & van Halder 2009).

2.3. Landscape descriptors

To obtain an updated land cover data of each landscape, we conducted a field survey, digitalized on ArcGIS 9.2 (ESRI). All landscape parameters used in the analyses were computed from maps of the year of sampling (2012).

In addition to the two landscape descriptors of interest (ratio and interfaces length between winter and spring crops), we included in the analyses the percentage of grasslands and woody habitats as well as interfaces length between grasslands, woody habitats and crops as an effect of these landscape elements can be expected. Winter and spring crops have been merged to consider the interfaces between grasslands and woody habitats with all crops as a whole. Indeed, there were very high correlations ($r_s > 0.8$) between the interfaces with all crops and the interfaces with winter or spring crops taken separately.

2.4. Statistical analysis

We tested the differences in species richness and activity-density between winter cereal and maize (the latter one being estimated in spring season and late summer) using linear mixed-effect models to include a landscape effect as a nesting factor. Indeed, winter cereal and maize fields are nested within landscapes; therefore they are not independent. Activity-density count data exhibited overdispersion; thus, they were analysed using negative binomial distribution (Crawley 2007 ; Bouche *et al.* 2009).

We tested the effect of landscape descriptors on carabid species richness and activity-density using multimodel inference (MMI) of multiple regression models (LM or GLM, see below). MMI is useful to deal with model-selection uncertainty (Burnham & Anderson 2002 ; Arnold 2010). We compared effects of descriptors using standardized average regression coefficients weighted by the Akaike weights across all “substantially” supported models ($\Delta AICc \leq 2$, Burnham & Anderson 2002 ; Smith *et al.* 2009 ; Arnold 2010), and tested their significance using a z-tests (Burnham & Anderson 2002 ; Smith *et al.* 2009). MMI were based on corrected Akaike Information criterion (AICc) as recommended for small sample size (Burnham & Anderson 2002).

Species richness data were analysed using Gaussian distribution with linear models (normality has been checked). As far as activity-density count data were overdispersed, we used a negative binomial distribution in generalized linear models, which is recommended to analyse such data (Crawley 2007 ; Bouche *et al.* 2009) and for which AICc can be computed, unlike quasi-Poisson distribution (Crawley 2007). The ratio between winter and spring crops coverage was log-transformed to obtain a linear variable. In this way, landscape supporting, for example, twice more winter than spring crops (ratio = 2) has the same weight as landscape supporting and twice more spring than winter crops (ratio = 0.5), and the dominance of spring crops is indicated by negative values ($\log(2) = -\log(0.5)$).

All statistical tests were performed using R software 2.13.1. with ‘glmmADMB’ package for mixed-effect models including nesting factor, “MuMin” package for MMI, “qcc” package for overdispersion test, and “MASS” package for negative binomial generalized linear modelling. We checked for normality of variables with Shapiro-Wilcoxon test, Quantile - Quantile and Kernel density plots.

3. Results

We found, over all crop types, seasons and landscapes, a total of 21,556 individuals from 86 carabid species, including 34 rare species that we removed for the analyses (see definition of rare species in the Methods section).

3.1. Carabid communities during the spring season

During the spring season, carabid species richness and activity-density were significantly higher in winter cereals than in maize crops (Figure 1a and 1b). On average, there were six more species and 5.8 more individuals per traps in winter cereals than in maize crops. Comparing the species communities of the two crop types, all landscape considered, we found that most of species were shared, *i.e.* present in both winter cereals and maize crops, and that a few species were specific to one cover (Figure 2a). However, these “specific” species, restricted to either winter cereal or maize, had low number of individuals. Among the shared species, many species were more abundant in winter cereal (*e.g.* *Poecilus cupreus* (Linnaeus), *Anchomenus dorsalis* (Pontoppidan) and *Loricera pilicornis* (Fabricius)) while some were mainly found in maize fields (*e.g.* *Pterostichus melanarius* (Illiger); *Bembidion quadrimaculatum* (Linnaeus)). Finally, a few species were nearly equally distributed in both crop types (*e.g.* *Pseudoophonus rufipes* (De Geer); *Metallina lampros* (Herbst)). The species mentioned above were the dominant species, *i.e.* had highest number of individuals (Figure 2a).

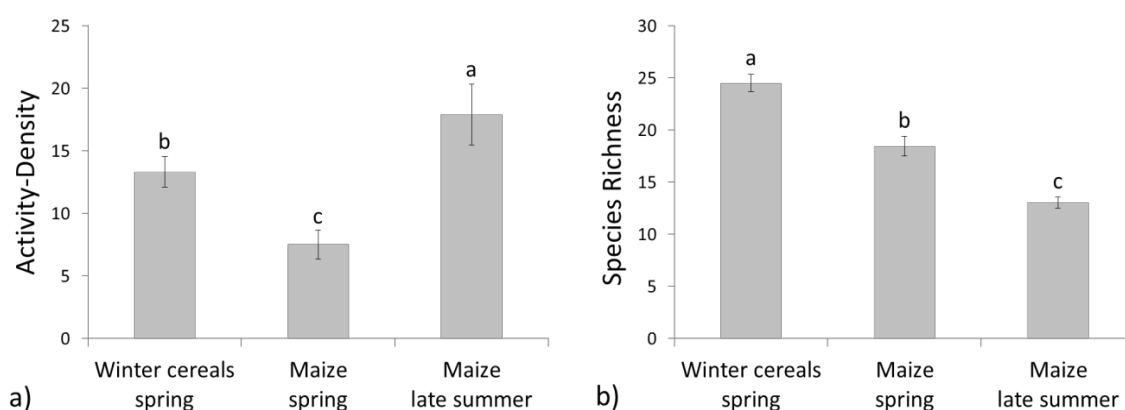


Figure 1. Comparison of mean species richness (a) and activity-density (b) of carabid beetles between winter cereal and maize fields (spring and late summer seasons). Species richness is the number of species while activity-density is the number of individuals per traps. Error bars refer to the standard errors of means. Letters indicate significant differences from mixed-effects models including landscape as nesting factor, Gaussian and Negative Binomial distribution were used for diversity and activity-density analyses respectively. P-values of all differences were $< 0,001^{***}$ except in (b) where the difference between a and b letters was significant $< 0.05^*$.

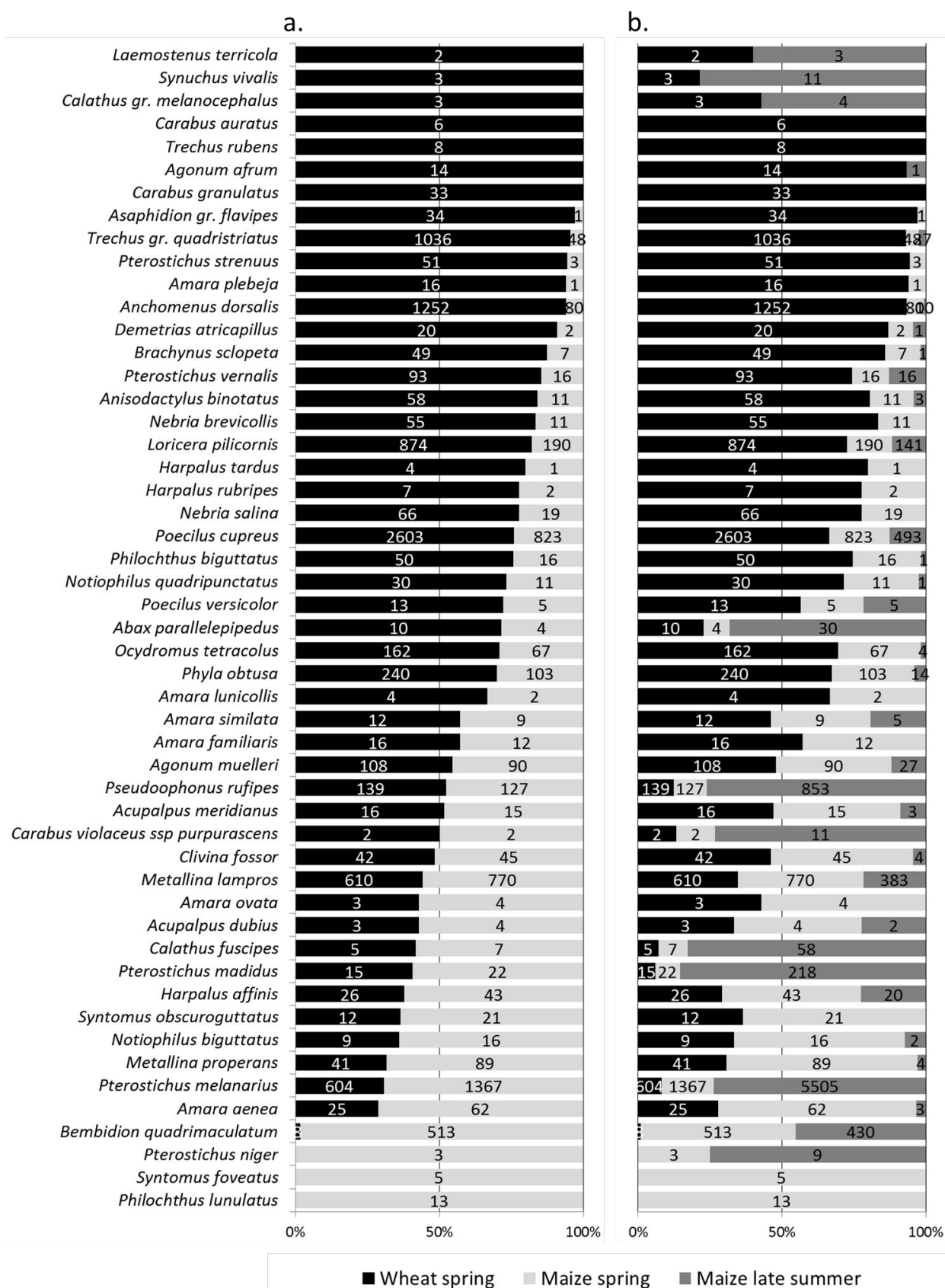


Figure 2. Relative distribution of species individuals between winter cereal and maize in spring season (a.), and winter cereal in spring and maize in spring and late summer (b.). Numbers within bars indicate the total number of individuals.

3.2 Landscape effects on carabid communities during the spring season

The ratio and interfaces length between winter and spring crops significantly influenced activity-density of carabid beetles in winter cereals, but did not affect activity-density in maize crops (Table 1). Carabid activity-density in winter cereals decreased with increasing log ratio and ‘winter crops / spring crops’ interfaces length (Table 1). The ratio and interface length between crops did not influence species richness of either crop types (Table1).

Regarding non-crop elements, interfaces length between woody elements and crops significantly increased carabid activity-density in both crop types (Table 1, Figure 3). While both increasing, the difference between winter cereals and maize field activity-density stayed stable along the gradient of ‘woody.crop’ interfaces length. Regarding grasslands, the length of interfaces between woody and grassy elements reduced activity-density in winter cereal fields (Table 1). These landscape descriptors had no effect on winter and spring crops species richness (Table1).

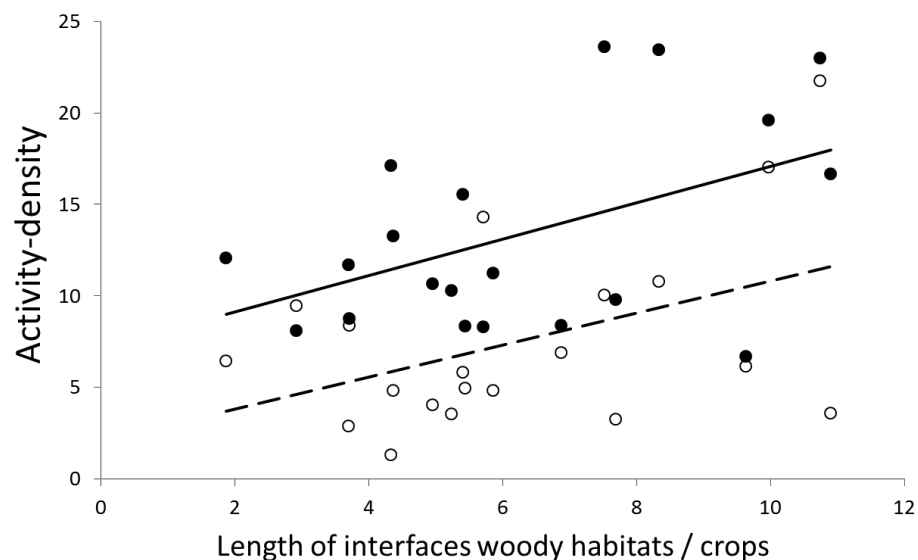


Figure 3. Activity-density (number of individuals per traps) of carabid beetles during the spring season in winter cereal (solid circles and line) and maize (open circles and dotted line) fields plotted over the length of interfaces between woody habitats and crops (km).

Table 1. Standardized averaged regression coefficients (estimate), with adjusted standard error (SE), from MMI on species richness and activity-density of carabid beetles in winter cereal and maize field during spring season and in maize field in late summer. Species richness data were analysed using Gaussian distribution (LM) while activity-density data were analysed using a negative binomial distribution (GLM). All variables included in the global models are presented. Dashes indicate that the considered term did not appear in the set of best models ($\Delta AICc < 2$). The z-values and p-values are from a z-test comparing the standardized weighted coefficients to zero (in bold character when p-values $< 0.05^*$).

	Species richness				Activity – density			
	Estimate	Adjusted SE	z-value	p-value	Estimate	Adjusted SE	z-value	p-value
Spring season								
In winter cereal crop								
(Intercept)	24.5	0.888	27.58	<2e-16	2.6	0.075	33.91	<2e-16
log . Ratio	-	-	-	-	-0.2	0.081	2.31	0.021
% grassy	-	-	-	-	-	-	-	-
% woody	1	0.91	1.08	0.281	-	-	-	-
Interfaces winter crops / spring crops	-1	0.906	1.15	0.249	-0.2	0.086	2.05	0.040
interfaces woody / crops	-	-	-	-	0.2	0.076	2.27	0.023
interfaces grassy / crops	-	-	-	-	-	-	-	-
interfaces woody / grassy	-	-	-	-	-0.2	0.077	2.31	0.021
In maize crop								
(Intercept)	18.5	0.97	19.02	<2e-16	2	0.130	15.03	<2e-16
log . Ratio	-	-	-	-	-0.3	0.140	1.82	0.069
% grassy	-	-	-	-	-0.2	0.128	1.88	0.060
% woody	1.5	1.091	1.38	0.168	-	-	-	-
Interfaces winter crops / spring crops	-	-	-	-	-	-	-	-
Interfaces woody / crops	1.6	1.036	1.5	0.133	0.3	0.129	2.13	0.034
Interfaces grassy / crops	-1.2	1.063	1.09	0.274	-	-	-	-
Interfaces woody / grassy	-1.5	1.011	1.44	0.149	-0.2	0.126	1.56	0.119
Late summer season in maize crop								
(Intercept)	13.1	0.504	25.91	<2e-16	2.9	0.115	24.74	<2e-16
log . Ratio	-	-	-	-	-0.2	0.128	1.86	0.063
% grassy	-	-	-	-	-	-	-	-
% woody	1	0.534	1.93	0.054	-0.2	0.131	1.49	0.135
Interfaces winter crops / spring crops	-	-	-	-	0.2	0.120	1.84	0.066
Interfaces woody / crops	1.3	0.562	2.27	0.023	-	-	-	-
Interfaces grassy / crops	-	-	-	-	-	-	-	-
Interfaces woody / grassy	-	-	-	-	-	-	-	-

3.3. Carabid communities and landscape effects in late summer

Carabid communities of maize fields had less species in late summer than spring communities (Figure 1a), but exhibited the highest activity-density compared to maize and winter cereal in the spring season (Figure 1b). 66% of trapped individuals in late summer were from a single species (*P. melanarius*).

Looking at species composition of maize communities in late summer, we found that many species disappeared or exhibited drastic reduction in activity-density in comparison with the spring season (Figure 2b). On the contrary, some species remained abundant in maize crops (*L. pilicornis*, *B. quadrimaculatum*, *A. dosalis*, *P. cupreus*, *M. lampros*), whilst two species (*P. melanarius* and *P. rufipes*) exhibited clearly higher activity-density in late summer as compared to the spring season (including maize and winter cereal). Finally, some species that were almost absent in spring season were more abundant in maize fields in late summer (e.g. *Pterostichus madidus* (Fabricius), *Calathus fuscipes* (Goeze), *Abax parallelepipedus* (Piller & Mitterpache)). Among these species, several are considered as “forest” species and have a peak of activity-density in late summer (Roger *et al.* 2010): *P. madidus*, *A. parallelepipedus*, *C. violaceus purpurascens*, *P. niger*.

We found no effect of the log ratio (% winter crops / % spring crops) or the ‘winter crops / spring crops’ interfaces length on carabid species richness of maize fields in late summer. The only significant effect of landscape descriptors on species richness maize fields in late summer is a positive effect of the ‘woody / crops’ interfaces (Table 1, Figure 4). Activity-density did not show any influence of landscape descriptors.

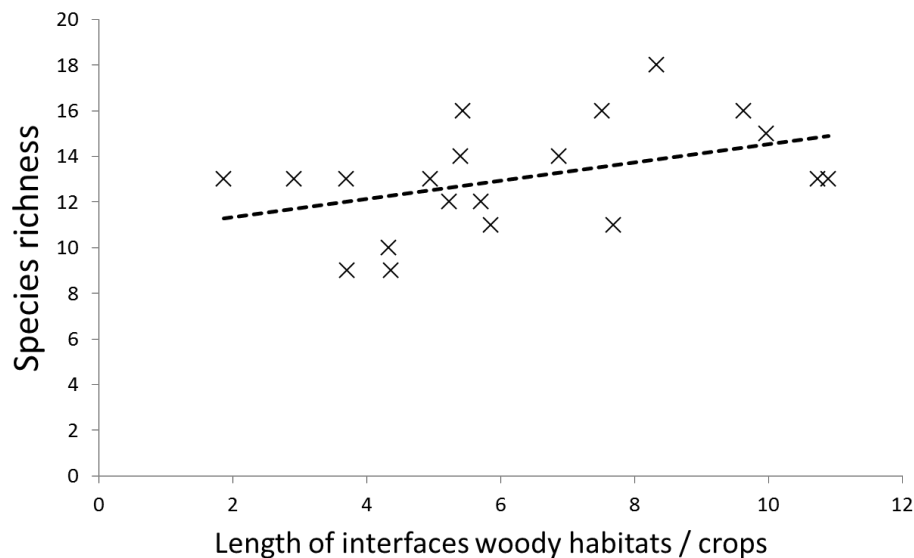


Figure 4. Species richness (number of species) of carabid beetle in maize fields during the late summer season plotted over the length of interfaces between woody habitats and crops (km).

4. Discussion

4.1. Carabid communities during the spring season: assessing habitat quality differences

As expected, our result indicates that winter cereal fields are more attractive habitats and support larger populations than maize fields during the spring season. During this period, higher species richness (+ 30 %) and activity-density (+ 80%) of carabid beetles were found in winter cereal than in maize fields. Probably the differences in vegetation covers play an important role in these results. Carabid beetles are sensitive to microclimate – temperature and humidity – (Thiele 1977 ; Kromp 1999) which is affected by the vegetation development stage (Holland 2002). Also, winter cereal fields in the spring season may have increased food availability, quantitatively and qualitatively, which is known to influence carabid species distribution in agricultural landscapes (Purtauf *et al.* 2005a). Furthermore, the lower diversity and abundance of carabid beetles in maize crops might be due to spring tillage which is known to be more detrimental to larval survival and carabid emergences than tillage in autumn (Purvis & Fadhil 1996 ; Kromp 1999 ; Purvis & Fadhil 2002 ; Thorbek & Bilde 2004 ; Hatten *et al.* 2007).

Although they exhibited lower species richness and activity-density than winter cereals, we found that maize fields can also be a specific habitat for some species during the spring season. Some species were equally distributed in both crop types (*e.g.* *P. rufipes*, *M. lampros*) and others were clearly more abundant in maize than in winter cereal fields (*e.g.* *P. melanarius* and *B. quadrimaculatum*). This is unlikely due to the sampling of a few individuals as these species were some of the most abundant ones. Thus, maize crop in spring is attractive for some species as well. The mentioned species, described as xerophilic, thermophilic or eurythermic (Thiele 1977 ; Hance 2002 ; Holland 2002 ; Magura *et al.* 2008) might tolerate or even prefer the drier and warmer conditions of maize crops, which have reduced vegetation cover at this period. They may also benefit from lower competition in maize fields because of lower species richness (Niemela 1993).

4.2. Landscape effects during the spring season: testing the source-sink relationship

We found no effect of the landscape heterogeneity on the species richness of either crop, contrasting with earlier results (Purtauf *et al.* 2005b ; Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008). However, our results are consistent with previous studies carried out in the same region which found variations in species composition rather than in species richness between landscapes (Burel *et al.* 1998 ; Millan-Pena *et al.* 2003 ; Burel *et al.* 2004 ; Aviron *et al.* 2005 ; Al Hassan 2012). Hence, considering crop communities, landscape heterogeneity seems to create species turnover rather than variability in species richness. However, we found that landscape structure influenced carabid activity-density in winter cereal and maize fields in the spring season, probably by creating source-sinks relationships (see below). Since spillover effects are related to mass fluxes of individuals, it is not surprising that it affected primarily activity-density.

Regarding non-crop habitats, our results confirm the role of permanent habitats in promoting abundant carabid communities in crops (Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008). A similar effect was found on winter cereal and maize fields, as the length of interfaces between woody habitats and crops increased carabid activity-density in the two crop types. These results underline the importance of adjacencies between woody elements and crop fields. Such spatial proximity is beneficial to carabid activity-density in crops possibly through enhancing “spillovers resulting from complementary resources use” (Rand *et al.* 2006). Indeed, woody elements, particularly hedgerows, are known to host carabid beetles in winter which migrate into crops in spring season (Sotherton

1984, 1985 ; Thorbek & Bilde 2004 ; Tschardtke *et al.* 2005b). Beside the positive effect of 'woody.crop' interfaces, carabid activity-density of winter cereal fields was negatively affected by the length of interfaces between woody habitats and grasslands. The 'woody.grassy' interfaces length was positively correlated with the percentage of grasslands ($r_s = 0.70$) indicating that winter cereal fields located in landscapes with larger area of grasslands aggregated around the woody elements had lower carabid activity-density. The already mentioned spillover of carabids from woody habitats to crops would be blocked or intercepted by grasslands, leading to fewer individuals going to the annuals crop fields. In our results, this is particularly important for winter cereal fields which benefit the most from the source effect of woody habitat during the spring season (greater activity-density than maize fields). Again, adjacencies between landscape elements seem to drive the intensity and direction of spillovers between woody elements, grasslands and crops.

Beside the effects of woody habitats and grasslands spatial organisation we found that the carabid activity-density of winter cereal fields in the spring season was influenced by the farmland heterogeneity as well. . First, our results showed that winter cereal field activity-density was lower in landscapes with more interfaces between winter and spring crops. This is consistent with our assumption that spring crops which are habitats of lower quality at this period can be sinks for the surrounding suitable cultivated habitats (Dunning *et al.* 1992 ; Vasseur *et al.* 2013). Thus, after attracting carabids from woody habitats, winter cereal fields would become sources for adjacent habitats. Winter cereal carabid populations may be reduced by an emigration flux toward nearby low-quality habitats – sinks, in our case maize fields – (Dunning *et al.* 1992 ; Dias 1996 ; Kleijn *et al.* 2011). Such fluxes are described by Rand *et al.* (2006) as "spillovers resulting from productivity differences". Consequently, being the receiver of emigrants, a positive effect of winter crop / spring crop interfaces on activity-density of maize field populations would be expected, but was not found herein. A lower survival rate and higher predation in maize fields might be responsible. Potentially, such spillover of carabid individuals from winter cereal (source) to maize (sink) might concern all the shared species that are present in both crop types. These species might not be self-sustained in maize fields and their presence in maize could greatly depend on immigration from sources (Dias 1996). Therefore, the suitability of maize fields may be over-estimated – counting with emigrants – while the suitability of winter cereal fields may be under estimated – loss of individuals – (Kleijn *et al.* 2011). This question could be addressed more precisely at local scale by measuring the fluxes / movements at the interfaces with interception, or directional, traps (Burel *et al.* 2013 ; Macfadyen & Muller 2013).

Knowing the sink effect of maize crops, one would expect that a dominance of winter cereal crops in the farmland (high ratio) would result in a greater activity-density in winter cereal fields due to lower sink effect of maize (Dunning *et al.* 1992). However, we found that an increase of the ratio (% winter crops / % spring crops) also decreased carabid activity-density in winter cereal fields. It might be because when a resource is becoming more important (*e.g.* concentration of the same type of crop), local population size decreases (Holzschuh *et al.* 2010 ; Parsa *et al.* 2011 ; Vasseur *et al.* 2013). Such dilution effect occurs when the resources (amount of suitable habitat) are larger than the needs of the total population (Tschardtke *et al.* 2012). The reduction in local population size probably decrease species competition and the abundance of resources allow for a population growth. However, because the cereals field resources are ephemeral, the total size of the population also depends on other resources (*e.g.* overwintering sites or other crop types) at other period of the year, or resources of the previous years. The availability of these other resources may be more limiting, and consequently the population is lower than the current amount of suitable habitats could

support. The increase of one type of resources might be beneficial at one time but results in a reduction of availability of resources at other seasons. Therefore a balance amount of necessary resources, considering their dynamics over time, is most likely the optimal situation.

4.3. Maize fields during late summer: testing the spatio-temporal complementation

Species richness of maize field decreased between spring and late summer season as many species disappeared. On the contrary, carabid activity-density increased and became higher than in winter cereal field in spring. This was mainly due to two dominant species in late summer (*P. melanarius* and *P. rufipes*), whilst most other species exhibited reduced activity-density at this period in comparison with the spring season. However, a few species that had very few individuals in spring (including maize and winter cereal) became more abundant in late summer. They were mostly species that are active late, the so-called “autumn breeders” (Kromp 1999), and consequently were almost absent from crop fields in spring, except *P. melanarius* that was already abundant in spring. Notably, we did not find any species associated to winter cereal fields in spring, that were at least as abundant in maize in late summer, as expected if spatio-temporal complementation would occur. The community differences observed between seasons are therefore mainly a consequence of species phenology.

Many of the later species are usually considered as “forest” species in the literature (see 3.3. in Results section), which is in accordance with the significant landscape effects. Indeed, we found that species richness of maize field in late summer benefited from the ‘woody.crop’ interfaces. So, the species richness in maize field in late summer was increased by some autumn breeders species (phenology) probably coming from adjacent woody elements. Our results are consistent with Millan-Pena *et al.* (2003) who found that carabid communities of landscape dominated by maize crop with few hedgerows resemble communities found in still dense hedgerow network landscapes. These findings show that spring crops may be a substitute for woodland and act as temporal corridors for some autumn breeder forest species (Burel & Baudry 2005).

Beside the positive effect of ‘woody.crop’ interfaces we found no effects of any other landscape descriptors on species richness or activity-density. The positive effect of ‘winter.spring’ interfaces was not significant. Contrary to our hypothesis, the maize carabid communities did not clearly benefit from migration of individuals from harvested winter cereal fields. Such “spillover resulting from temporally shifting resources” (Rand *et al.* 2006) would have significantly increase the activity-density, which was not the case. Another possibility is that the contrast of maize attractiveness between spring and late summer is not as distinct as unsuitable / suitable, because maize plants grow continuously. We found many carabid species in maize fields during the spring season, suggesting that species are less sensitive to vegetation cover as expected. Consequently, the communities found in maize in spring and late summer seasons are not very contrasted. Finally, we did not sampled wheat fields after harvest, in late summer. It is possible that carabid do not completely avoid these harvested fields by immigrating to maize. Winter cereal fields are used in several different ways after harvest. They may be tilled, seeded with other crops or grass or left with volunteers for a few months. In the latter case, volunteers and weeds might ensure food supply (preys and vegetal) and shelter. Globally, differences between crop types and seasons are lower than expected and this might be responsible for the non-detection of landscape effects. However, seasonal movements between crop types are not excluded and more precise investigations at the winter / spring crops interfaces are needed, *e.g.* measuring real fluxes (as mention above).

5. Conclusion

We found no evidence of spatio-temporal complementation, but our results showed that different species can benefit from winter cereals and maize in spring and late summer according to their ecological preferences (*e.g.* microclimate) and phenology (*e.g.* spring vs. autumn breeders). These differences in species composition show that both crop types contribute to the persistence of different species, increasing the overall diversity at the landscape scale (gamma diversity). Our results suggest the existence of population movements between winter cereal and maize, as we found a source-sink relationship during the spring season.

Our results suggest that farmland heterogeneity can contribute to maintain biodiversity in agricultural landscapes. Thus, we advocate for a better consideration of farmland heterogeneity in studies related to landscape connectivity, diversity conservation, and ecosystem services. Protecting biodiversity without altering the agricultural production capacity is becoming an issue (Fahrig *et al.* 2011), and organizing crops and farming activities in accordance with conservation purpose might be a solution. However, further research is necessary to fully understand ecological processes in farmlands and determine precise recommendations for application.

6. Acknowledgement

R. Duflot benefited from a PhD grant from INRA and CNRS-INEE. Additional financial support was provided by the DIVA-Corridor research project from the French ministry in charge of the environment. Our research also benefited from the Zone Atelier Armorique, financially supported by CNRS-INEE and INRA. We thank J. Nabucet from CNRS research team LETG-Costel for producing maps used for landscape selection. Special thanks go to A. Deliencourt and J-L Roger for their support in field work and great contributions to carabid species identification.

Discussion Générale

—

Discussion Générale

Partie I : Effets indépendants de la composition et de la configuration paysagère sur les processus écologiques déterminants de la biodiversité

L'évaluation des effets indépendants des composantes de l'hétérogénéité spatiale sur la biodiversité a été un des objectifs principaux de cette thèse. Des protocoles pseudo-expérimentaux, construits pour séparer ces effets ont été mis en place. Les approches utilisées et présentées dans les différents chapitres ont permis de mettre en évidence les processus écologiques opérant à l'échelle paysagère qui semblent être les plus importants pour le maintien de la diversité des coléoptères carabiques et des plantes vasculaires dans les paysages agricoles bocagers.

I. Effet filtre de la composition paysagère

Que ce soit pour les carabes ou pour les plantes, nous avons mis en évidence un rôle de filtre écologique de la composition paysagère indépendamment des effets de la configuration, contrairement aux études antérieures sur la diversité gamma (Liira *et al.* 2008 ; Barbaro & van Halder 2009 ; Lomba *et al.* 2011) qui ont montré un effet de l'hétérogénéité paysagère mais sans distinguer ces deux composantes. En effet, nous avons montré au niveau de la diversité gamma multi-habitat, d'une part que la dissimilarité de la composition spécifique des communautés augmente avec les différences de composition paysagère, et d'autre part que ce remplacement d'espèces sur le gradient d'hétérogénéité est lié à des traits d'histoire de vie, de phénologie et de dispersion (Tableau 1). L'effet filtre de la composition paysagère s'explique par le fait que les éléments boisés, les prairies et cultures annuelles hébergent des communautés différentes (beta habitat). Ainsi, les surfaces relatives occupées par ces différents couverts déterminent les types de communautés, en termes d'espèces et traits de vie qui seront dominants au niveau du paysage, indépendamment de leur organisation spatiale (Fahrig *et al.* 2011).

Les effets observés de la composition paysagère montrent que les types d'espèces présentes varient en fonction d'un gradient de stabilité des paysages. L'ouverture du paysage (paysage peu boisé vs. plus boisé) et les types d'usage agricole (prairie vs. culture annuelle) ont un effet important sur la sélection des espèces de carabes et de plantes en fonction de leur traits, en particulier de leur phénologie. Les espèces de plantes et de carabes ayant une reproduction précoce, ainsi que les espèces de plantes ayant une courte longévité de la banque de graines, une reproduction principalement par voie végétative et des graines lourdes, sont favorisées dans les paysages plus stables (Tableau 1). Cette distribution des traits révèle que l'adaptation à l'instabilité des habitats, *i.e.* à la fréquence des changements d'usages et des perturbations, est un facteur discriminant les espèces entre les paysages. Nous avons également montré que les parcelles de cultures d'hiver et de printemps abritent des communautés de carabes différentes, probablement car ces parcelles présentent des couverts végétaux et des perturbations (*e.g.* labour) asynchrones. Ces différences n'ont pas été analysées en termes de traits de vie, mais suggèrent que les surfaces relatives de ces deux types de cultures annuelles pourraient également contribuer à l'effet filtre de l'hétérogénéité de composition sur la diversité gamma.

Nos résultats montrent que l'effet filtre de la composition paysagère est particulièrement déterminant pour la diversité des plantes car celle-ci est essentiellement sensible à cette composante de l'hétérogénéité. Plus précisément, la proportion des surfaces en cultures annuelles semble être un facteur prépondérant pour la richesse et la composition spécifique des plantes au niveau du paysage (Tableau 1). Ces résultats, établis par rapport à la diversité gamma multi-habitat, sont en adéquation avec des études réalisées sur la diversité locale (alpha) des prairies (Soderstrom *et al.* 2001) et des cultures annuelles (Gabriel *et al.* 2005 ; Jose-Maria *et al.* 2010). Au regard de la faible diversité des communautés de plantes des cultures annuelles (adventices limitées en termes de nombre d'espèces) par rapport aux autres couverts, on peut déduire qu'une augmentation des surfaces en cultures annuelles correspond à une réduction des surfaces des couverts favorables au développement de communautés de plantes diversifiées (éléments boisés et prairiaux). Ainsi, la réponse des plantes aux changements paysagers serait essentiellement liée à la disponibilité en habitats favorables. Cependant, la composition paysagère pourrait également avoir un effet sur les processus de dispersion, en affectant le comportement des vecteurs de dispersion des plantes (animaux, vent ; Damschen *et al.* 2008). Nous n'avons toutefois pas constaté cet effet. Il semblerait donc que ce soit des processus de compétition entre espèces et leur réponse/sensibilité aux perturbations agricoles (pesticides, engrais, fauche, etc...) en lien avec la nature et la qualité des habitats (usages et pratiques), qui déterminent la diversité au niveau du paysage. Plusieurs études ayant analysé les effets du paysage sur les communautés de plantes ont également conclu dans ce sens (Dauber *et al.* 2003 ; Tremlova & Munzbergova 2007 ; Marini *et al.* 2008 ; Goslee & Sanderson 2010).

Tableau 1. Tableau récapitulatif des principaux résultats de la thèse.

	Chapitre 2 - Partie I	Chapitre 2 - Partie II	Chapitre 3	Chapitre 4
Représentation paysagère	SNH / matrice	mosaïque	mosaïque	Culture hiver / printemps
Effet de la configuration	<p><u>Carabe</u> -> Composition spécifique</p>	<p><u>Carabe & Plante</u> -> Composition spécifique</p> <p><u>Plante</u> -> % Culture : (-) Richesse spécifique</p>	<p><u>Carabe & Plante</u> -> Phénologie ▪ paysage ouvert / boisé : précoce / tardive</p> <p><u>Plante</u> -> Longévité de la banque de graine ▪ paysage ouvert / boisé : courte / longue -> Type de reproduction ▪ paysage ouvert / boisé : végétative / graines -> Masse des graines ▪ % Culture : élevée ▪ % Prairie : faible</p>	<p><u>Céréales hiver</u> -> Ratio culture hiver / printemps : (-) Activité-densité</p>
Effet de la composition	<p><u>Carabe</u> -> Interfaces Prairie-Culture : (+) Richesse spécifique Composition spécifique</p> <p><u>Plante</u> -> Interfaces Culture-Prairie & Culture-Boisé : (? -) Richesse spécifique Composition spécifique</p>	<p><u>Carabe</u> -> interfaces Prairie-Culture : (+) Capacité de dispersion</p> <p><u>Plante</u> -> Interfaces Culture-Prairie & Culture-Boisé : (? +) Masse des graines</p>	<p><u>Céréales hiver & Maïs</u> -> Interfaces Boisé-Culture : (+) Activité-densité</p> <p><u>Céréales hiver</u> -> Interfaces culture hiver – printemps (-) Activité-densité</p> <p><u>Maïs</u> -> Interfaces Boisé-Culture (+) Richesse spécifique</p>	

II. Effets contrastés de la configuration entre les carabes et les plantes

1. Carabes : importance de la mobilité à travers les paysages

Nos résultats montrent que la configuration paysagère a un effet aussi important que la composition sur la diversité des carabes. En particulier, les interfaces entre prairies et cultures annuelles ont un effet positif sur la richesse spécifique et modifient la composition spécifique à l'échelle du paysage, notamment en filtrant les espèces selon leur capacité de dispersion (Tableau 1). Cette différence de réponse à la configuration paysagère selon les capacités de dispersion a déjà été montrée sur la diversité locale (alpha) (Hendrickx *et al.* 2009 ; Wamser *et al.* 2012). Le rôle des interfaces peut être relié indirectement avec des phénomènes de mouvements, ou de "spillover", entre les habitats, en relation avec des processus de complémentation (Dunning *et al.* 1992). En effet, il est reconnu que de nombreuses espèces de carabes ont besoin de plusieurs habitats pour réaliser leur cycle de vie (Sotherton 1985 ; Coombes & Sotherton 1986). Ainsi, la présence d'interfaces entre prairies et cultures annuelles, semble propice au maintien d'un certain nombre d'espèces ayant des capacités de dispersion élevées, d'où une richesse spécifique plus élevée et une modification de la composition fonctionnelle dans ces paysages. Ces espèces auraient la possibilité de migrer en fonction des perturbations agricoles (pesticides, récoltes, fauches, labours) et de profiter des différents couverts (prairie, culture annuelle) lorsqu'ils sont favorables. Ainsi, nos résultats soulignent l'importance des mouvements entre habitats pour le maintien de communautés diversifiées de carabes. Le fait que nous trouvons des communautés différentes dans les prairies et les cultures annuelles n'empêche pas qu'il y ait des espèces communes aux deux types d'habitat. Ces espèces seraient celles concernées par les processus de complémentation.

L'effet filtre des interfaces prairies – cultures annuelles sur la capacité de dispersion est cohérent avec ce que l'on connaît de l'écologie des carabes puisque les espèces ayant de fortes capacités de dispersion sont associées aux habitats ouverts (Thiele 1977 ; Kromp 1999 ; Holland 2002). D'ailleurs, chez les carabes, mais sans doute aussi chez d'autres groupes d'arthropodes, de grandes capacités de dispersion sont souvent associées à une adaptation à des régimes de perturbations importantes (Kromp 1999 ; Ribera *et al.* 2001 ; Cole *et al.* 2002 ; Holland 2002). En effet, au regard de la dynamique temporelle asynchrone des couverts cultivés et de leur caractère éphémère, il est probable que les espèces présentes dans l'espace cultivé aient besoin de réaliser une complémentation spatio-temporelle entre les différentes parcelles (French & Elliot 2001 ; Carriere *et al.* 2006 ; Vasseur *et al.* 2013). Ainsi, les résultats que nous avons obtenu sur les communautés de carabes de cultures annuelles montrent des processus dynamiques des communautés dans les couverts cultivés. Les études sur les processus de complémentation et de "spillover", qui se focalisent généralement sur les relations entre habitats semi-naturels et éléments cultivés (Tscharntke *et al.* 2005b ; Rand *et al.* 2006 ; Blitzer *et al.* 2012). Nos résultats montrent que la dynamique entre les cultures, souvent ignorée, pourrait également jouer un rôle important pour le maintien de nombreuses espèces de carabes.

Cependant, la compréhension des processus d'échanges entre parcelles reste encore partielle. En effet, les conclusions faites à partir de l'étude des communautés de cultures annuelles sont à confirmer par l'étude plus précise des variations temporelles intra-annuelles (cf. Perspectives). Par ailleurs, nous avons mis en évidence un effet important des interfaces entre éléments boisés et cultivés pour les communautés des cultures annuelles (effet de masse sur l'activité densité, Tableau 1), ce qui confirme le rôle des éléments boisés comme sites d'hibernation des carabes (Sotherton 1985 ; Coombes & Sotherton 1986 ; Tscharntke *et al.* 2005b ; Griffiths *et al.* 2007). Cependant, ces interfaces n'ont pas eu d'influence sur la diversité gamma multi-habitats. Ainsi, le rôle des

interactions entre cultures annuelles et éléments boisés, entre cultures annuelles et prairies, et entre cultures annuelles de différentes natures, doit être approfondi.

2. Plantes : importance de la disponibilité et de la qualité des habitats

Le fait que nous n'ayons pas trouvé d'effet direct de la configuration paysagère sur la diversité des plantes est surprenant. En effet, nous nous attendions également à ce que la configuration influence les processus de dispersion (Gabriel *et al.* 2005 ; Brudvig *et al.* 2009 ; Concepcion *et al.* 2012) et donc la diversité des espèces. Pourtant nous n'avons pas trouvé d'effet ni sur la diversité spécifique ni sur la distribution des modes de dispersion, effets observés par ailleurs (Piessens *et al.* 2004 ; Tremlova & Munzbergova 2007 ; Brudvig *et al.* 2009). L'une des raisons pourrait être que, la configuration des paysages - interfaces en particulier - permettent la colonisation des éléments par des espèces depuis les taches d'habitat adjacentes (spillover), augmentant ainsi localement la diversité. Or, dans nos études nous avons observé la diversité à l'échelle paysagère, ce qui masque potentiellement ce processus car les habitats sources et colonisés sont échantillonnés. Ainsi, au niveau du paysage, le processus de spillover pourrait ne pas affecter la richesse ou la composition spécifique mais seulement la répartition des espèces (diversité beta).

Nous n'avons pas trouvé d'effet de la composition sur les modes de dispersion ce qui suggère que soit l'hétérogénéité des paysages n'est pas déterminante pour la dispersion des plantes, soit la dispersion est un processus moins important que la qualité des habitats pour la diversité des plantes au niveau du paysage. Une autre possibilité est que la dispersion n'est pas un phénomène limitant à l'échelle spatiale de 1km², mais agirait à d'autres échelles spatiales. Le fait que la dispersion n'est pas un processus déterminant suggère que ce sont les étapes d'établissement et de persistance des espèces, régis par des processus locaux, qui conditionnent la richesse et la composition floristique (Gaujour *et al.* 2012). Cependant, il est probable que les phénomènes de dispersion soient importants sur le long terme et que les effets de ce processus ne soit pas visibles lorsque l'on regarde la structure actuelle du paysage. Cette hypothèse est confortée par des études montrant l'effet de la configuration passée des paysages sur la diversité des plantes (*e.g.* Ernoult & Alard 2011).

Partie II : Représentation paysagère : quelle contribution de l'espace cultivé ?

Pour répondre au second objectif de la thèse sur le rôle et la contribution de l'espace cultivé pour la diversité des paysages agricoles, nous avons échantillonné des couverts non cultivés et cultivés, et utilisé différentes représentations paysagères décrivant plus ou moins finement l'hétérogénéité de l'espace agricole pour mesurer les descripteurs paysagers.

I. Contribution des communautés des couverts cultivés à la diversité gamma

La comparaison des différents couverts échantillonnés a permis d'identifier trois types de communautés distinctes de carabes et de plantes, associées à trois types d'habitats : élément boisé, prairie et culture annuelle. Pour les carabes, une étude plus précise des communautés des cultures annuelles a montré des différences de composition spécifique entre les céréales d'hiver et les maïs. Cette diversité beta entre les différents types d'habitats contribue à la diversité totale à l'échelle paysagère. En revanche, la contribution de ces couverts n'est pas la même pour les deux taxons. Les cultures annuelles participent fortement à la diversité totale des carabes (richesse élevée) alors qu'elles présentent les communautés de plantes les moins diversifiées (moins riches, et peu d'individus).

Un résultat important est que, pour les carabes comme pour les plantes, on ne trouve pas de différence notable de composition entre les prairies permanentes et les prairies temporaires. Ainsi, ces deux types de couverts agricoles ont une contribution similaire à la diversité gamma totale. Faire une distinction entre ces deux types de prairies n'est donc pas pertinent d'un point de vue fonctionnel même si les prairies permanentes sont caractérisées par une richesse floristique plus élevée en moyenne que les prairies temporaires (ce qui n'est pas le cas pour les carabes). Dans l'approche habitat / matrice, telle que couramment définie (*e.g.* (Hendrickx *et al.* 2007 ; Billeter *et al.* 2008 ; Holzschuh *et al.* 2010)), les prairies permanentes sont associées avec les éléments boisés (éléments paysagers pérennes) et les prairies temporaires avec les cultures annuelles, alors que nos résultats montrent que ces couverts ont des contributions différentes à la diversité gamma. Ainsi, cette représentation paysagère que nous avons aussi utilisée, ne reflète pas la contribution distincte des prairies par rapport aux éléments boisés et aux cultures annuelles.

La représentation paysagère en mosaïque, qui reprend les catégories de couverts en adéquation avec les différentes communautés qu'elles hébergent et donc en fonction de leur contribution à la diversité totale, est une approche qui correspond mieux à la perception que les organismes considérés ont des paysages et est donc plus fonctionnelle (Fahrig *et al.* 2011). On trouve la même définition des habitats pour les plantes et les carabes mais il est possible que, pour d'autres groupes, une autre catégorisation des couverts soit plus adéquate (*e.g.* habitat boisé vs. habitat ouvert). Enfin, pour les carabes, nos résultats suggèrent qu'une définition plus précise des couverts de cultures annuelles, distinguant les cultures d'hiver et les cultures de printemps, pourrait avoir du sens du fait que ces couverts présentent un développement asynchrone du couvert végétal. Nous avons en particulier observé des différences entre céréales d'hiver et maïs, car ces couverts profitent à des groupes d'espèces différents (même s'il y a une proportion importante d'espèces communes).

II. Importance de l'hétérogénéité de l'espace cultivé

Les descripteurs paysagers mesurés pour les deux représentations paysagères ont eu des effets variables sur la biodiversité (Tableau 1), montrant l'importance de déterminer quels sont les types de couverts à considérer. Nos résultats indiquent que l'approche habitat semi-naturel/matrice n'est pas assez précise et masque des processus écologiques importants. En effet, seule la variation de composition spécifique des carabes entre les paysages est expliquée par le gradient de quantité d'habitats semi-naturels. Au contraire, les descripteurs paysagers mesurés sur la représentation des paysages séparant les couverts en fonction des types de végétation (boisée, prairiale et cultures), ont permis d'expliquer les variations de richesse et de composition spécifique ainsi que la distribution des traits de vie des deux taxons étudiés. De plus, pour les carabes, une description plus précise des cultures annuelles (cultures d'hiver vs. cultures de printemps) apporte des éléments de compréhension supplémentaires sur les processus écologiques opérant dans l'espace cultivé. Ainsi, le fait de définir la représentation paysagère en fonction des communautés hébergées par les différents couverts permet d'identifier les effets de la composition et de la configuration sur la diversité, et de mettre en évidence les processus écologiques ayant conduit à ces réponses.

Si l'hétérogénéité de composition n'est pas mesurée par rapport aux différentes communautés, alors elle ne reflète pas le processus de filtre écologique et la diversité beta. Par exemple, la définition habituelle des habitats semi-naturels, regroupant les prairies considérées comme permanentes ou semi-naturelles et les éléments boisés, masque les différences de communautés entre ces deux habitats. En conséquence, la variabilité de la diversité gamma multi-habitat des plantes, pour lesquelles la contribution des cultures est faible, n'est pas expliquée par la quantité d'habitats semi-naturels. De même, pour la configuration, nos résultats montrent un rôle important de certains types d'interfaces lorsque l'on distingue différents habitats agricoles (*e.g.* les interfaces prairies - cultures annuelles pour les carabes ou les interfaces éléments boisés – cultures annuelles pour les plantes). Ces résultats, interprétés comme des phénomènes de complémentarité et d'effets lisières, montrent l'importance de distinguer les différents habitats agricoles par rapport à leur fonctionnalité et leurs rôles écologiques.

Les différences de communautés entre les types d'habitats et les processus écologiques opérant au niveau du paysage montrent que les paysages ne sont pas perçus de manière dichotomique (habitat vs. matrice) mais de manière plus complexe (Fahrig *et al.* 2011). Ainsi, chacun des types d'habitat, y compris des habitats cultivés, a un rôle écologique qui lui est propre et contribue à la diversité gamma. La distinction des cultures annuelles par rapport aux prairies temporaires et des prairies permanentes par rapport aux éléments boisés, a montré pour les carabes et les plantes le rôle écologique de l'hétérogénéité de l'espace cultivé. Ceci est d'autant plus marqué pour les carabes, pour lesquels la distinction entre culture d'hiver et de printemps a également un sens. Pour les plantes, les cultures annuelles ont un effet négatif sur la diversité mais on observe une contribution importante des prairies.

Partie III : Perspectives

I. Effet de l'hétérogénéité paysagère sur la diversité beta

Après avoir analysé la diversité à l'échelle du paysage (diversité gamma), que ce soit en termes de richesse, de composition spécifique ou de structuration des communautés en lien avec les traits de vie, les composantes " β patch" et " β habitat" permettent de regarder comment la diversité se répartit dans les paysages (Crist *et al.* 2003 ; Crist & Veech 2006 ; Diekötter *et al.* 2008). L'étude de la distribution des espèces peut nous informer sur les mouvements et le comportement de ces dernières. En effet, c'est une manière indirecte de savoir s'il y a des échanges entre taches de même nature (β patch) ou de nature différente (β habitat) car ces échanges conduisent à l'augmentation des espèces partagées, ce que mesure la diversité beta. Ainsi, si la composition des communautés des différents habitats et taches étudiés est relativement homogène au sein d'un même paysage, la diversité beta observée sera par conséquent plus faible et vice versa (Whittaker 1960). Le but est de savoir si, sur un gradient de paysages, il y a une variation de la diversité beta liée à la composition et surtout à la configuration de ces paysages. En effet, si l'on fait l'hypothèse que les interfaces favorisent les échanges entre taches, la composante beta devrait être plus faible lorsque ces interfaces sont nombreuses. L'identification des paramètres paysagers, en particulier de configuration (type d'interfaces), qui affectent la diversité beta est une manière indirecte de déterminer les structures paysagères favorables à la dispersion et à la complémentarité entre différentes taches d'un même type d'habitat et entre différents types d'habitats.

Des analyses sont en cours pour réaliser une partition de la diversité gamma en ses composantes alpha, β patch, β habitat et β paysage, calculées à partir des données présentées en chapitres 2 et 3. Les résultats montrent, conformément à la théorie de la dominance de la diversité β (Tscharntke *et al.* 2012), que pour les plantes comme pour les carabes, la diversité β apporte une contribution à la diversité gamma largement supérieure à celle de la diversité locale (alpha). Ces résultats indiquent également que la contribution à la diversité totale augmente aux niveaux d'organisation les plus larges (β patch < β habitat < β paysage), ce qui a aussi été observé par ailleurs (Diekötter *et al.* 2008 ; Flohre *et al.* 2011 ; Concepcion *et al.* 2012). Nous avons également mis en évidence des effets de l'hétérogénéité du paysage sur la diversité β (e.g. un effet positif des interfaces prairie-culture sur la diversité β habitat des carabes). Cependant, nous avons trouvé une très forte corrélation entre les diversités gamma et beta. La question est donc de savoir si la variation de la diversité β est simplement le résultat d'un changement du nombre total d'espèces au niveau du paysage ou s'il y a réellement un processus à ce niveau qui influence la diversité β (Anderson *et al.* 2011 ; Kraft *et al.* 2011 ; Stegen *et al.* 2013). L'utilisation de modèles nuls basés sur des randomisations, et en particulier le calcul d'une déviation entre le β observé par rapport au β calculé par un modèle nul, permettrait de s'affranchir de cette dépendance et de savoir si la composante beta est liée à une répartition aléatoire des espèces dans le paysage ou non (Crist *et al.* 2003 ; Anderson *et al.* 2011 ; Kraft *et al.* 2011 ; Stegen *et al.* 2013). C'est donc l'effet des descripteurs de l'hétérogénéité paysagère sur cette " β déviation" qu'il s'agirait d'étudier (travail en cours en collaboration avec T. Crist).

II. Caractérisation de la dynamique intra-annuelle des communautés de carabes

A partir des résultats présentés dans cette thèse nous avons déduit qu'il existe une dynamique spatio-temporelle des communautés de carabes, y compris entre habitats cultivés de différentes natures, et que cette dynamique, en lien avec des processus potentiels de complémentation spatio-temporelle, est un élément clé pour la diversité des carabes. Cependant, notre approche a été corrélative et s'est située au niveau paysager, donc la nature des espèces réellement concernées par ces mouvements et l'intensité de ces "spillovers" n'ont pas été caractérisées. De plus, la saisonnalité des couverts a été, dans l'étude réalisée dans le Chapitre 4, simplifiée à une comparaison entre deux saisons (printemps et fin d'été). Or, d'une part, l'automne et la fin d'hiver semblent être des périodes clés compte tenu du fait que la complémentation concerne les sites d'hibernation des carabes, et, d'autre part, la variabilité intra-annuelle des éléments cultivés (*e.g.* hauteur de végétation) est plus fine que cette description en deux saisons. Ainsi, l'importance relative des différents types d'interfaces (nombre d'espèces et d'individus) ainsi que leurs fonctions à différentes périodes de l'année restent encore à préciser. Or, cette hétérogénéité spatio-temporelle semble être importante à prendre en compte pour étudier les effets de l'hétérogénéité paysagère sur les communautés de carabes, en particulier dans les cultures. Cela ouvre de nouvelles perspectives pour concilier activité agricole, biodiversité et services écosystémiques.

Afin de mieux comprendre les mécanismes fins, il semble utile de revenir à un niveau plus précis en mesurant les déplacements de carabes au niveau des interfaces. Ces flux peuvent être mesurés grâce à des pièges à interceptions directionnels (Burel *et al.* 2013 ; Macfadyen & Muller 2013) placés aux interfaces. En effet, les pièges "classiques" placés dans les parcelles ne permettent pas de mesurer des déplacements. L'ensemble de la période d'activité des carabes (mars à novembre) devrait être étudiée afin de rendre compte de la variabilité temporelle des échanges. Une telle approche a déjà été mise en place pour l'étude d'une espèce de carabes, *Pterostichus melanarius* (Burel *et al.* 2013) mais reste à être étendue au niveau des communautés. Cette approche requiert un investissement de terrain important, mais permettrait d'obtenir des informations précises et directes sur les types d'espèces impliquées, la direction et la temporalité des flux, et les types d'habitats et d'interfaces concernés. L'intérêt des pièges à interception réside aussi dans le fait qu'ils sont placés à l'extérieur du champ et ne doivent donc pas être enlevés au moment de certaines opérations agricoles, en particulier les récoltes, contrairement aux pièges "classiques".

III. Représentation paysagère : vers une prise en compte accrue des pratiques agricoles

Nous avons testé ici plusieurs représentations paysagères et argumenté en faveur d'une description plus fonctionnelle des paysages. Ainsi, en séparant les couverts boisés, prairiaux et de cultures annuelles, nous avons mieux décrit les processus paysagers impliqués dans le maintien de la diversité car ces différents habitats ont des caractéristiques et rôles écologiques distincts ainsi que les interfaces qu'ils créent. Pour les carabes, une description plus fine des cultures annuelles, distinguant les cultures d'hiver des cultures de printemps, semble également avoir du sens car elles présentent des fonctionnalités différentes pour les carabes de cultures (développement asynchrone). Cependant, si ces représentations sont plus proches de la perception qu'ont les espèces du paysage que l'approche habitat semi-naturel / matrice, il est possible que des descriptions plus fines puissent mettre en évidence d'autres facteurs paysagers ou locaux agissant sur la biodiversité. En particulier, notre approche reste structurelle car basée sur les types de couverts de végétation et leurs stades de développement. Or, il existe une hétérogénéité "invisible" liée aux pratiques agricoles susceptibles d'influencer la diversité (Vasseur *et al.* 2013) et dont la prise en compte permettrait une représentation plus fonctionnelle des paysages (Fahrig *et al.* 2011). Il a par exemple été montré que la proportion de surface en agriculture biologique dans les paysages a une influence sur la diversité locale des plantes (Rundlof *et al.* 2010).

Nous avons discuté de la question des prairies permanentes et temporaires. Il semble que le critère d'âge de la prairie ne soit pas suffisant pour décrire la qualité des prairies. D'autres facteurs importants pour la diversité des plantes et des carabes pourraient être pris en compte pour distinguer des catégories de prairies. Pour les plantes, des critères de pâturage (chargement, saisonnalité, type d'animaux), de fertilisation (organique ou minérale), de régime de fauche (date, fréquence), de semis (composition) et d'âge sont connus pour avoir des effets sur la diversité des plantes (Roche *et al.* 2010 ; Gaujour *et al.* 2012). Les modes de gestion des prairies ont probablement des effets sur les communautés de carabes et d'arthropodes en général (see (Le Roux *et al.* 2008) for a review), même s'ils sont encore peu connus. L'analyse de ces pratiques combinées pourrait être utilisée pour créer des grandes catégories de prairies (*e.g.* intensive, intermédiaire, extensive). Pour ce qui est des éléments cultivés, l'étude des pratiques d'utilisation des herbicides pourrait permettre de distinguer les parcelles susceptibles d'héberger des communautés d'adventices de celles pour lesquelles le développement de la flore adventice est très contrôlé. Les modes de travail du sol (Purvis & Fadl 2002 ; Thorbek & Bilde 2004 ; Hatten *et al.* 2007) et l'utilisation des insecticides (effet sur les ressources alimentaires) semblent être des critères pertinents pour créer des catégories de parcelles cultivées de manière fonctionnelle pour les carabes (Thèse en cours à ce sujet). Enfin, la prise en compte des pratiques de gestion des lisières permettrait de mieux comprendre et caractériser les fonctionnalités des interfaces (Kleijn & Snoeiijing 1997 ; Kleijn & Verbeek 2000 ; Le Coeur *et al.* 2002).

Ainsi, il y a de nombreux critères qui permettraient d'être plus précis dans la description fonctionnelle des paysages. Cependant, la complexification de la représentation paysagère doit se faire en vérifiant la pertinence fonctionnelle de ces catégories ainsi créées, *i.e.* montrer qu'elles sont perçues différemment par les organismes étudiés. Ainsi, la complexification de la représentation paysagère doit être justifiée par le fait que les catégories de couverts utilisées ont des fonctionnalités écologiques différentes (*e.g.* hébergent des communautés distinctes ou sont complémentaires). Par ailleurs, la difficulté d'obtenir ces informations à grande échelle peut être limitante. Le recours à des outils de télédétection à très haute résolution (image radar ou lidar) pourrait permettre de définir certaines pratiques (*e.g.* labour, élagage, fauche etc...) à la parcelle.

Références

—

Références

- Al Hassan D. 2012. Rôle du paysage sur la répartition et l'abondance des pucerons et de leurs prédateurs carabiques. PhD thesis, *Université Rennes 1*.
- Alignier A., Bretagnolle V. and Petit S. (2012). Spatial patterns of weeds along a gradient of landscape complexity. *Basic and Applied Ecology* 13 (4): 328-337.
- Allen T.F.H. and Starr T.B. (1982) Hierarchy: perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press, Chicago.
- Anderson M. J., Crist T. O., Chase J. M., Vellend M., Inouye B. D., Freestone A. L., Sanders N. J., Cornell H. V., Comita L. S., Davies K. F., Harrison S. P., Kraft N. J. B., Stegen J. C. and Swenson N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14 (1): 19-28.
- Angelone S. and Holderegger R. (2009). Population genetics suggests effectiveness of habitat connectivity measures for the European tree frog in Switzerland. *Journal of Applied Ecology* 46 (4): 879-887.
- Arnold T. W. (2010). Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *Journal of Wildlife Management* 74 (6): 1175-1178.
- Aviron S., Burel F., Baudry J. and Schermann N. (2005). Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture Ecosystems & Environment* 108 (3): 205-217.
- Aviron S., Nitsch H., Jeanneret P., Buholzer S., Luka H., Pfiffner L., Pozzi S., Schupbach B., Walter T. and Herzog F. (2009). Ecological cross compliance promotes farmland biodiversity in Switzerland. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7 (5): 247-252.
- Balent G., Courtiade B. (1992). Modeling Bird Communities Landscape Patterns Relationships in a Rural Area of South-Western France. *Landscape Ecology* 6 (3): 195-211
- Barbaro L., Couzi L., Bretagnolle V., Nezan J. and Vetillard F. (2008). Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations. *Biodiversity and Conservation* 17 (5): 1073-1087.
- Barbaro L. and van Halder I. (2009). Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32 (2): 321-333.
- Baudry J., Bunce R. G. H. and Burel F. (2000). Hedgerows: An international perspective on their origin, function and management. *Journal of Environmental Management* 60 (1): 7-22.
- Baudry J. and Denis D. (1995). Chloé : Utilitaire d'analyse de l'hétérogénéité d'une image ; (fichiers image IDRISI). *Rennes, INRA, SAD-Armorique*.
- Baudry J. and Papy F. (2001). The role of landscape heterogeneity in the sustainability of cropping systems. In *Crop Science—Progress and Prospects*, edited by J. Nösberger, H. H. Geiger and P. C. Struik. Cabi Publishing, Oxon.
- Baudry J., Schermann N. and Boussard H. (2006). Chloé 3.1: freeware of multi-scales analyses. *INRA, SAD-Paysage*.
- Bengtsson J., Ahnstrom J. and Weibull A. C. (2005). The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42 (2): 261-269.
- Bennett A. F., Radford J. Q. and Haslem A. (2006). Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation* 133 (2): 250-264.
- Benton T. G., Vickery J. and Wilson J. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18 (4): 182-188.

- BETSI (2012). A database for Biological and Ecological functional Traits of Soil Invertebrates. First version. *Soon available on the website of the Fédération pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB).* <http://www.fondationbiodiversite.fr/>.
- Billeter R., Liira J., Bailey D., Bugter R., Arens P., Augenstein I., Aviron S., Baudry J., Bukacek R., Burel F., Cerny M., De Blust G., De Cock R., Diekötter T., Dietz H., Dirksen J., Dormann C., Durka W., Frenzel M., Hamersky R., Hendrickx F., Herzog F., Klotz S., Koolstra B., Lausch A., Le Coeur D., Maelfait J. P., Opdam P., Roubalova M., Schermann A., Schermann N., Schmidt T., Schweiger O., Smulders M. J. M., Speelmans M., Simova P., Verboom J., van Wingerden Wkze, Zobel M. and Edwards P. J. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* 45 (1): 141-150.
- Blitzer E. J., Dormann C. F., Holzschuh A., Klein A. M., Rand T. A. and Tscharntke T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment* 146 (1): 34-43.
- Boitani L., Falcucci A., Maiorano L. and Rondinini C. (2007). Ecological networks as conceptual frameworks or operational tools in conservation. *Conservation Biology* 21 (6): 1414-1422.
- Boller E.F., Häni F. and Phoehling H.-M. (2004) Ecological infrastructures: ideabook on fonctional biodiversity at the farm level. IOBC.
- Bouche G., Lepage B., Migeot V. and Ingrand P. (2009). Application of detecting and taking overdispersion into account in Poisson regression model. *Revue d'épidémiologie et de sante publique* 57 (4): 285-296.
- Bressan A., Garcia F. J. M., Semetey O. and Boudon-Padieu E. (2010). Spatio-temporal pattern of *Pentastiridius leporinus* migration in an ephemeral cropping system. *Agricultural and Forest Entomology* 12 (1): 59-68.
- Britton A. J., Beale C. M., Towers W. and Hewison R. L. (2009). Biodiversity gains and losses: Evidence for homogenisation of Scottish alpine vegetation. *Biological Conservation* 142 (8): 1728-1739.
- Brown L.R. (2009) Plan B 4.0, Mobilizing to save civilization. W. W. Norton & Company, London.
- Brudvig L. A., Damschen E. I., Tewksbury J. J., Haddad N. M. and Levey D. J. (2009). Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106 (23): 9328-9332.
- Burel F., Aviron S., Baudry J., Le Feon V. and Vasseur C. (2013). The structure and dynamics of agricultural landscapes as drivers of biodiversity. *In Landscape Ecology for Sustainable Environment and Culture, edited by B. Fu and B. K. Jones.* Springer Science.
- Burel F. and Baudry J. (2005). Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: The role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators* 5 (4): 305-313.
- Burel F., Baudry J., Butet A., Clergeau P., Delettre Y., Le Coeur D., Dubs F., Morvan N., Paillat G., Petit S., Thenail C., Brunel E. and Lefeuvre J. C. (1998). Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 19 (1): 47-60.
- Burel F., Butet A., Delettre Y. R. and de la Pena N. M. (2004). Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning* 67 (1-4): 195-204.
- Burnham K. P. and Anderson D. R. (2002) Model selection and Multi-Model Inference. A practical information-theoretic Approach. 2nd Ed. ed. Springer-Verlag, New York, USA.
- Calabrese J. M. and Fagan W. F. (2004). A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2 (10): 529-536.
- Carriere Y., Ellsworth P. C., Dutilleul P., Eilers-Kirk C., Barkley V. and Antilla L. (2006). A GIS-based approach for areawide pest management: the scales of *Lygus hesperus* movements to cotton from alfalfa, weeds, and cotton. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 118 (3): 203-210.

- CBD (2008) Biodiversity and agriculture: safeguarding biodiversity and securing food for the world Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal.
- Chaplin-Kramer R., O'Rourke M. E., Blitzer E. J. and Kremen C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters* 14 (9): 922-932.
- Clough Y., Holzschuh A., Gabriel D., Purtauf T., Kleijn D., Kruess A., Steffan-Dewenter I. and Tscharrntke T. (2007). Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. *Journal of Applied Ecology* 44 (4): 804-812.
- Cole L. J., McCracken D. I., Dennis P., Downie I. S., Griffin A. L., Foster G. N., Murphy K. J. and Waterhouse T. (2002). Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93 (1-3): 323-336.
- Colwell (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Concepcion E. D., Fernandez-Gonzalez F. and Diaz M. (2012). Plant diversity partitioning in Mediterranean croplands: effects of farming intensity, field edge, and landscape context. *Ecological Applications* 22 (3): 972-981.
- Coombes D. S. and Sotherton N. W. (1986). The Dispersal and Distribution of Polyphagous Predatory Coleoptera in Cereals. *Annals of Applied Biology* 108 (3): 461-474.
- Cosentino B. J., Schooley R. L. and Phillips C. A. (2011). Connectivity of agroecosystems: dispersal costs can vary among crops. *Landscape Ecology* 26 (3): 371-379.
- Crawley M.J. (2007) The R Book. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Crist T. O. and Veech J. A. (2006). Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying alpha-, beta- and gamma-diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters* 9 (8): 923-932.
- Crist T. O., Veech J. A., Gering J. C. and Summerville K. S. (2003). Partitioning species diversity across landscapes and regions: A hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity. *American Naturalist* 162 (6): 734-743.
- Daily G.C. (1997). Introduction: what are ecosystem services. In *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*, edited by G. C. Daily. Island Press, Washington DC, USA.
- Damschen E. I., Brudvig L. A., Haddad N. M., Levey D. J., Orrock J. L. and Tewksbury J. J. (2008). The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105 (49): 19078-19083.
- Dauber J., Hirsch M., Simmering D., Waldhardt R., Otte A. and Wolters V. (2003). Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture Ecosystems & Environment* 98 (1-3): 321-329.
- Devictor V., Julliard R., Clavel J., Jiguet F., Lee A. and Couvet D. (2008a). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17 (2): 252-261.
- Devictor V., Julliard R. and Jiguet F. (2008b). Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117 (4): 507-514.
- Dias P. C. (1996). Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution* 11 (8): 326-330.
- Díaz S. and Cabido M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (11): 646-655.
- Diekotter T., Billeter R. and Crist T. O. (2008). Effects of landscape connectivity on the spatial distribution of insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Basic and Applied Ecology* 9 (3): 298-307.

- Doledec S., Chessel D., terBraak C. J. F. and Champely S. (1996). Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3 (2): 143-166.
- Dorrough J. and Scroggie M. P. (2008). Plant responses to agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* 45 (4): 1274-1283.
- Dray S. and Legendre P. (2008). Testing the species traits-environment relationships: the Fourth-Corner problem revisited. *Ecology* 89 (12): 3400-3412.
- Duelli P. (1992). Mosalkkonzept und Inseltheorie in der Kulturlandschaft. *Verh. Ges. für Ökologie* 21: 379-384.
- Duelli P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture Ecosystems & Environment* 62 (2-3): 81-91.
- Dunning J. B., Danielson B. J. and Pulliam H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65 (1): 169-175.
- Dziok F., Gerisch M., Siegert M., Hering I., Scholz M. and Ernst R. (2011). Reproducing or dispersing? Using trait based habitat templet models to analyse Orthoptera response to flooding and land use. *Agriculture Ecosystems & Environment* 145 (1): 85-94.
- Eigenbrod F., Hecnar S. J. and Fahrig L. (2011). Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biological Conservation* 144 (1): 298-305.
- Ekroos J., Hyvonen T., Tiainen J. and Tiira M. (2010). Responses in plant and carabid communities to farming practises in boreal landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 135 (4): 288-293.
- Ernault A. and Alard D. (2011). Species richness of hedgerow habitats in changing agricultural landscapes: are alpha and gamma diversity shaped by the same factors? *Landscape Ecology* 26 (5): 683-696.
- Ernault A., Tremauville Y., Cellier D., Margerie P., Langlois E. and Alard D. (2006). Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biological Conservation* 127 (1): 1-17.
- Ethier K. and Fahrig L. (2011). Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landscape Ecology* 26 (6): 865-876.
- Ewers R. M. and Didham R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81 (1): 117-142.
- Ewers R. M. and Didham R. K. (2007). Habitat fragmentation: panchreston or paradigm? *Trends in Ecology & Evolution* 22 (10): 511-511.
- Fahrig L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F. G., Crist T. O., Fuller R. J., Sirami C., Siriwardena G. M. and Martin J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14 (2): 101-112.
- Fahrig L. and Merriam G. (1985). Habitat Patch Connectivity and Population Survival. *Ecology* 66 (6): 1762-1768.
- Filippi-Codaccioni O., Devictor V., Bas Y. and Julliard R. (2010). Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. *Biological Conservation* 143 (6): 1493-1500.
- Flick T., Feagan S. and Fahrig L. (2012). Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in eastern Ontario, Canada. *Agriculture Ecosystems & Environment* 156: 123-133.
- Flohre A., Fischer C., Aavik T., Bengtsson J., Berendse F., Bommarco R., Ceryngier P., Clement L. W., Dennis C., Eggers S., Emmerson M., Geiger F., Guerrero I., Hawro V., Inchausti P., Liira J., Morales

- M. B., Onate J. J., Part T., Weisser W. W., Winqvist C., Thies C. and Tscharntke T. (2011). Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological Applications* 21 (5): 1772-1781.
- Foley J. A., DeFries R., Asner G. P., Barford C., Bonan G., Carpenter S. R., Chapin F. S., Coe M. T., Daily G. C., Gibbs H. K., Helkowski J. H., Holloway T., Howard E. A., Kucharik C. J., Monfreda C., Patz J. A., Prentice I. C., Ramankutty N. and Snyder P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science* 309 (5734): 570-574.
- Forman R. T. T. and Godron M. (1981). Patches and Structural Components for a Landscape Ecology. *Bioscience* 31 (10): 733-740.
- FRB (2013) Les valeurs de la biodiversité. Des clés pour comprendre la biodiversité n°3. Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité, Paris.
- French B. W. and Elliot N. C. (2001). Species diversity, richness, and evenness of ground beetles (Coleoptera : Carabidae) in wheat fields and adjacent grasslands and riparian zones. *Southwestern Entomologist* 26 (4): 315-324.
- Gabriel D., Thies C. and Tscharntke T. (2005). Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 7 (2): 85-93.
- Gaston K.J. and Spicer J.I. (2004) Biodiversity. An Introduction. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C. and Plantureux S. (2012). Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32 (1): 133-160.
- Goslee S. C. and Sanderson M. A. (2010). Landscape context and plant community composition in grazed agricultural systems of the Northeastern United States. *Landscape Ecology* 25 (7): 1029-1039.
- Gotelli N. J. and Colwell R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4 (4): 379-391.
- Gotelli N. J. and Colwell R. K. (2011). Estimating species richness. In *Frontiers in measuring biodiversity*, edited by A. E. Magurran and B. J. McGill. Oxford University Press, New York
- Griffiths G. J. K., Winder L., Holland J. M., Thomas C. F. G. and Williams E. (2007). The representation and functional composition of carabid and staphylinid beetles in different field boundary types at a farm-scale. *Biological Conservation* 135 (1): 145-152.
- Haila Y. (2002). A conceptual genealogy of fragmentation research: From island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12 (2): 321-334.
- Hance T. (2002). Impact of cultivation and crop husbandry practices. In *The agroecology of carabid beetles*, edited by J. M. Holland. Intercept Press, Andover, UK.
- Hanski I. (1999) Metapopulation ecology. Oxford University Press, New York, USA.
- Hatten T. D., Bosque-Perez N. A., Labonte J. R., Guy S. O. and Eigenbrode S. D. (2007). Effects of tillage on the activity density and biological diversity of carabid beetles in spring and winter crops. *Environmental Entomology* 36 (2): 356-368.
- Hendrickx F., Maelfait J. P., Desender K., Aviron S., Bailey D., Diekotter T., Lens L., Liira J., Schweiger O., Speelmans M., Vandomme V. and Bugter R. (2009). Pervasive effects of dispersal limitation on within- and among-community species richness in agricultural landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 18 (5): 607-616.
- Hendrickx F., Maelfait J. P., Van Wingerden W., Schweiger O., Speelmans M., Aviron S., Augenstein I., Billeter R., Bailey D., Bukacek R., Burel F., Diekotter T., Dirksen J., Herzog F., Liira J., Roubalova M., Vandomme V. and Bugter R. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44 (2): 340-351.

- Holland J. M. (2002). Carabid beetles: their ecology, survival and use in agroecosystems. *In* The agroecology of carabid beetles, *edited by* J. M. Holland. Intercept Press, Andover, UK.
- Holzschuh A., Steffan-Dewenter I. and Tscharntke T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology* 79 (2): 491-500.
- Hubert-Moy L., Nabucet J., Vannier C. and Lefebvre A. (2012). Mapping ecological continuities: which data for which territorial level? Application to the forest and hedge network. *International Journal of Geomatics and Spatial Analysis* 22 (4): 619-640.
- Huston M.A. (1995) Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jamoneau A., Sonnier G., Chabrierie O., Closset-Kopp D., Saguez R., Gallet-Moron E. and Decocq G. (2011). Drivers of plant species assemblages in forest patches among contrasted dynamic agricultural landscapes. *Journal of Ecology* 99 (5): 1152-1161.
- Jeanneret P., Schupbach B. and Luka H. (2003). Quantifying the impact of landscape and habitat features on biodiversity in cultivated landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 98 (1-3): 311-320.
- Jonason D., Andersson G. K. S., Ockinger E., Smith H. G. and Bengtsson J. (2012). Field scale organic farming does not counteract landscape effects on butterfly trait composition. *Agriculture Ecosystems & Environment* 158: 66-71.
- Jongman R. H. G., Kulvik M. and Kristiansen I. (2004). European ecological networks and greenways. *Landscape and Urban Planning* 68 (2-3): 305-319.
- Jose-Maria L., Armengot L., Blanco-Moreno J. M., Bassa M. and Sans F. X. (2010). Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 47 (4): 832-840.
- Keddy P. A. (1992). Assembly and response rules - two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3 (2): 157-164.
- Kindlmann P. and Burel F. (2008). Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* 23 (8): 879-890.
- Kleijn D., Baquero R. A., Clough Y., Diaz M., De Esteban J., Fernandez F., Gabriel D., Herzog F., Holzschuh A., Johl R., Knop E., Kruess A., Marshall E. J. P., Steffan-Dewenter I., Tscharntke T., Verhulst J., West T. M. and Yela J. L. (2006). Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecology Letters* 9 (3): 243-254.
- Kleijn D., Rundlof M., Scheper J., Smith H. G. and Tscharntke T. (2011). Does conservation on farmland contribute to halting the biodiversity decline? *Trends in Ecology & Evolution* 26 (9): 474-481.
- Kleijn D. and Snoeijs G. I. J. (1997). Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of Applied Ecology* 34 (6): 1413-1425.
- Kleijn D. and Sutherland W. J. (2003). How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology* 40 (6): 947-969.
- Kleijn D. and Verbeek M. (2000). Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology* 37 (2): 256-266.
- Kleyer M., Bekker R. M., Knevel I. C., Bakker J. P., Thompson K., Sonnenschein M., Poschod P., van Groenendaal J. M., Klimes L., Klimesova J., Klotz S., Rusch G. M., Hermy M., Adriaens D., Boedeltje G., Bossuyt B., Dannemann A., Endels P., Gotzenberger L., Hodgson J. G., Jackel A. K., Kuhn I., Kunzmann D., Ozinga W. A., Romermann C., Stadler M., Schlegelmilch J., Steendam H. J., Tackenberg O., Wilmann B., Cornelissen J. H. C., Eriksson O., Garnier E. and Peco B. (2008). The

- LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96 (6): 1266-1274.
- Kotze D. J. and O'Hara R. B. (2003). Species decline - but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia* 135 (1): 138-148.
- Kraft N. J. B., Comita L. S., Chase J. M., Sanders N. J., Swenson N. G., Crist T. O., Stegen J. C., Vellend M., Boyle B., Anderson M. J., Cornell H. V., Davies K. F., Freestone A. L., Inouye B. D., Harrison S. P. and Myers J. A. (2011). Disentangling the Drivers of beta Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. *Science* 333 (6050): 1755-1758.
- Kremen C. (2005). Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8 (5): 468-479.
- Kromp B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture Ecosystems & Environment* 74 (1-3): 187-228.
- Kuhn I., Durka W. and Klotz S. (2004). BioFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions* 10 (5-6): 363-365.
- Landis D. A., Wratten S. D. and Gurr G. M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology* 45: 175-201.
- Laurance W. F. (2008). Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation* 141 (7): 1731-1744.
- Le Coeur D., Baudry J., Burel F. and Thenail C. (2002). Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture Ecosystems & Environment* 89 (1-2): 23-40.
- Le Feon V., Burel F., Chifflet R., Henry M., Ricroch A., Vaissiere B. E. and Baudry J. (2013). Solitary bee abundance and species richness in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 166: 94-101.
- Le Roux X., Barbault R., Baudry J., Burel F., Doussan I., Garnier E., Herzog F., Lavorel S., Lifran R., Roger-Estrade J., Sarthou J.P. and Trommetter M. (2008). Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies. Expertise scientifique collective. *Rapport INRA (France)*.
- Lecerf R. (2008). Monitoring of land use and land cover changes at regional scale with medium resolutions images and identification of human and climatic drivers of changes (Brittany's case). *PhD Thesis*.
- Liira J., Schmidt T., Aavik T., Arens P., Augenstein I., Bailey D., Billeter R., Bukacek R., Burel F., De Blust G., De Cock R., Dirksen J., Edwards P. J., Hamersky R., Herzog F., Klotz S., Kuhn I., Le Coeur D., Miklova P., Roubalova M., Schweiger O., Smulders M. J. M., Van Wingerden Wkre, Bugter R. and Zobel M. (2008). Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes. *Journal of Vegetation Science* 19 (1): 3-14.
- Lindborg R. (2007). Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *Journal of Ecology* 95 (3): 555-564.
- Lindenmayer D. B. and Fischer J. (2007). Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution* 22 (3): 127-132.
- Lomba A., Bunce R. G. H., Jongman R. H. G., Moreira F. and Honrado J. (2011). Interactions between abiotic filters, landscape structure and species traits as determinants of dairy farmland plant diversity. *Landscape and Urban Planning* 99 (3-4): 248-258.
- MacArthur R.H. and Wilson E.O. (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Macfadyen S. and Muller W. (2013). Edges in Agricultural Landscapes: Species Interactions and Movement of Natural Enemies. *Plos One* 8 (3).

- Magura T., Tothmeresz B. and Molnar T. (2008). A species-level comparison of occurrence patterns in carabids along an urbanisation gradient. *Landscape and Urban Planning* 86 (2): 134-140.
- Marini L., Fontana P., Scotton M. and Klimek S. (2008). Vascular plant and Orthoptera diversity in relation to grassland management and landscape composition in the European Alps. *Journal of Applied Ecology* 45 (1): 361-370.
- Mauremooto J. R., Wratten S. D., Worner S. P. and Fry G. L. A. (1995). Permeability of Hedgerows to Predatory Carabid Beetles. *Agriculture Ecosystems & Environment* 52 (2-3): 141-148.
- Meeus J. H. A. (1993). The transformation of agricultural landscapes in Western-Europe. *Science of the Total Environment* 129 (1-2): 171-190.
- Men X. Y., Ge F., Yardim E. N. and Parajulee M. N. (2004). Evaluation of winter wheat as a potential relay crop for enhancing biological control of cotton aphids in seedling cotton. *Biocontrol* 49 (6): 701-714.
- Millan-Pena N., Butet A., Delettre Y., Morant P. and Burel F. (2003). Landscape context and carabid beetles (Coleoptera : Carabidae) communities of hedgerows in western France. *Agriculture Ecosystems & Environment* 94 (1): 59-72.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Mouquet N. and Loreau M. (2003). Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist* 162 (5): 544-557.
- Mueller-Dombois D. and Ellenberg H. (1974) Aims and Methods of Vegetation Ecology. Wiley International Edition, London.
- Ollerton J. and Lack A. J. (1992). Flowering phenology - An example of relaxation of natural selection. *Trends in Ecology & Evolution* 7 (8): 274-276.
- Olson D. M. and Wäckers F. L. (2007). Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal Of Applied Ecology* 44: 13-21.
- Ostman O., Ekbom B. and Bengtsson J. (2003). Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden. *Ecological Economics* 45 (1): 149-158.
- Ouin A., Paillat G., Butet A. and Burel F. (2000). Spatial dynamics of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in an agricultural landscape under intensive use in the Mont Saint Michel Bay (France). *Agriculture Ecosystems & Environment* 78 (2): 159-165.
- Parsa S., Ccanto R. and Rosenheim J. A. (2011). Resource concentration dilutes a key pest in indigenous potato agriculture. *Ecological Applications* 21 (2): 539-546.
- Pasher J., Mitchell S. W., King D. J., Fahrig L., Smith A. C. and Lindsay K. E. (2013). Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology* 28 (3): 371-383.
- Petit S. (1994). Diffusion of forest carabid species in hedgerow network landscapes. In Carabid beetles: ecology and evolution, edited by M. D. K. Desender, M. Loreau, M.L. Luff et J.-P. Maelfait. Kluwer Academic Publisher, Netherlands.
- Piessens K., Honnay O., Nackaerts K. and Hermy M. (2004). Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? *Journal of Biogeography* 31 (10): 1683-1692.
- Poggio S. L., Chaneton E. J. and Ghersa C. M. (2010). Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biological Conservation* 143 (11): 2477-2486.
- Purtauf T., Dauber J. and Wolters V. (2004). Carabid communities in the spatio-temporal mosaic of a rural landscape. *Landscape and Urban Planning* 67 (1-4): 185-193.

- Purtauf T., Dauber J. and Wolters V. (2005a). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia* 142 (3): 458-464.
- Purtauf T., Roschewitz I., Dauber J., Thies C., Tschardt T. and Wolters V. (2005b). Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture Ecosystems & Environment* 108 (2): 165-174.
- Purvis G. and Fadl A. (1996). Emergence of Carabidae (Coleoptera) from pupation: A technique for studying the 'productivity' of carabid habitats. *Annales Zoologici Fennici* 33 (1): 215-223.
- Purvis G. and Fadl A. (2002). The influence of cropping rotations and soil cultivation practice on the population ecology of carabids (Coleoptera : Carabidae) in arable land. *Pedobiologia* 46 (5): 452-474.
- Pywell R. F., James K. L., Herbert I., Meek W. R., Carvell C., Bell D. and Sparks T. H. (2005). Determinants of overwintering habitat quality for beetles and spiders on arable farmland. *Biological Conservation* 123 (1): 79-90.
- Radford J. Q., Bennett A. F. and Cheers G. J. (2005). Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124 (3): 317-337.
- Rand T. A., Tylianakis J. M. and Tschardt T. (2006). Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters* 9 (5): 603-614.
- Ribera I., Doledet S., Downie I. S. and Foster G. N. (2001). Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82 (4): 1112-1129.
- Ricketts T. H. (2001). The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist* 158 (1): 87-99.
- Risser P.G., Karr J.R. and Forman R.T.T. (1984) Landscape ecology: directions and approaches. Illinois Natural History Survey Special Publ. 2, Champaign.
- Robinson R. A. and Sutherland W. J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39 (1): 157-176.
- Robinson R. A., Wilson J. D. and Crick H. Q. P. (2001). The importance of arable habitat for farmland birds in grassland landscapes. *Journal of Applied Ecology* 38 (5): 1059-1069.
- Roche B., Lanoë E., Le Coeur D., Thenail C. and Martel G. (2010). Diversité des systèmes de polyculture élevage et des modes d'exploitation des prairies : quelles conséquences sur la diversité végétale ? *Rencontres recherches ruminants* <http://www.journees3r.fr/spip.php?article2973>.
- Roger J-L., Jambon O. and Bouger G. (2010) Clé de détermination des carabidés : Paysages agricoles de la Zone Atelier d'Armorique. Laboratoires INRA SAD-Paysage et CNRS ECOBIO, Rennes, France.
- Romermann C., Bernhardt-Romermann M., Kleyer M. and Poschlod P. (2009). Substitutes for grazing in semi-natural grasslands - do mowing or mulching represent valuable alternatives to maintain vegetation structure? *Journal of Vegetation Science* 20 (6): 1086-1098.
- Roschewitz I., Gabriel D., Tschardt T. and Thies C. (2005). The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology* 42 (5): 873-882.
- Rundlof M., Edlund M. and Smith H. G. (2010). Organic farming at local and landscape scales benefits plant diversity. *Ecography* 33 (3): 514-522.
- Saunders D. A., Hobbs R. J. and Margules C. R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation - a review. *Conservation Biology* 5 (1): 18-32.
- Schweiger O., Maelfait J. P., Van Wingerden W., Hendrickx F., Billeter R., Speelmans M., Augenstein I., Aukema B., Aviron S., Bailey D., Bukacek R., Burel F., Diekötter T., Dirksen J., Frenzel M.,

- Herzog F., Liira J., Roubalova M. and Bugter R. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 42 (6): 1129-1139.
- Silvertown J. W. and Charlesworth D., eds. 2001. *Introduction to plant population biology*. Edited by O. Mead. Oxford: Blackwell Science.
- Smart S. M., Thompson K., Marrs R. H., Le Duc M. G., Maskell L. C. and Firbank L. G. (2006). Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273 (1601): 2659-2665.
- Smith A. C., Fahrig L. and Francis C. M. (2011). Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34 (1): 103-113.
- Smith Adam C., Koper Nicola, Francis Charles M. and Fahrig Lenore (2009). Confronting collinearity: comparing methods for disentangling the effects of habitat loss and fragmentation. *Landscape Ecology* 24 (10): 1271-1285.
- Soderstrom B., Svensson B., Vessby K. and Glimskar A. (2001). Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity and Conservation* 10 (11): 1839-1863.
- Sotherton N. W. (1984). The distribution and abundance of predatory arthropods overwintering on farmland. *Annals of Applied Biology* 105 (3): 423-429.
- Sotherton N. W. (1985). The distribution and abundance of predatory coleoptera overwintering in field boundaries. *Annals of Applied Biology* 106 (1): 17-21.
- Stegen J. C., Freestone A. L., Crist T. O., Anderson M. J., Chase J. M., Comita L. S., Cornell H. V., Davies K. F., Harrison S. P., Hurlbert A. H., Inouye B. D., Kraft N. J. B., Myers J. A., Sanders N. J., Swenson N. G. and Vellend M. (2013). Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in breeding bird communities. *Global Ecology and Biogeography* 22 (2): 202-212.
- Storkey J., Meyer S., Still K. S. and Leuschner C. (2012). The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279 (1732): 1421-1429.
- Strijker D. (2005). Marginal lands in Europe - causes of decline. *Basic and Applied Ecology* 6 (2): 99-106.
- Thenail C., Dupraz P., Pech M., Turpin N., Ducos G., Winckler L., Barille P., Joannon A., Baudry J., Le Coeur D. and Hubert-Moy L. (2009a). How do farms economic and technical dynamics contribute to landscape patterns? In Multifunctional rural land management. Economics and policies, edited by F. Brouwer and C. M. van der Heide. Earthscan, London, UK.
- Thenail C., Joannon A., Capitaine M., Souchere V., Mignolet C., Schermann N., Di Pietro F., Pons Y., Gaucherel C., Viaud V. and Baudry J. (2009b). The contribution of crop-rotation organization in farms to crop-mosaic patterning at local landscape scales. *Agriculture Ecosystems & Environment* 131 (3-4): 207-219.
- Thiele H.-U. (1977) Carabid beetles in their environment. A study on habitat selection by adaptation in physiology and behaviour. Springer-Verlag, New York.
- Thies C., Steffan-Dewenter I. and Tschardt T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101 (1): 18-25.
- Thomas C. F. G., Parkinson L. and Marshall E. J. P. (1998). Isolating the components of activity-density for the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in farmland. *Oecologia* 116 (1-2): 103-112.
- Thorbek P. and Bilde T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology* 41 (3): 526-538.

- Thornton Daniel H., Branch Lyn C. and Sunkist Melvin E. (2011). The influence of landscape, patch, and within-patch factors on species presence and abundance: a review of focal patch studies. *Landscape Ecology* 26 (1): 7-18.
- Tilman D., Fargione J., Wolff B., D'Antonio C., Dobson A., Howarth R., Schindler D., Schlesinger W. H., Simberloff D. and Swackhamer D. (2001a). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292 (5515): 281-284.
- Tilman D., Reich P. B., Knops J., Wedin D., Mielke T. and Lehman C. (2001b). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294 (5543): 843-845.
- Tonn W. M., Magnuson J. J., Rask M. and Toivonen J. (1990). Intercontinental Comparison of Small-Lake Fish Assemblages - the Balance between Local and Regional Processes. *American Naturalist* 136 (3): 345-375.
- Tremlova K. and Munzbergova Z. (2007). Importance of species traits for species distribution in fragmented landscapes. *Ecology* 88 (4): 965-977.
- Tscharntke T., Klein A. M., Kruess A., Steffan-Dewenter I. and Thies C. (2005a). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* 8 (8): 857-874.
- Tscharntke T., Rand T. A. and Bianchi Fjja (2005b). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Annales Zoologici Fennici* 42 (4): 421-432.
- Tscharntke T., Tylianakis J. M., Rand T. A., Didham R. K., Fahrig L., Batary P., Bengtsson J., Clough Y., Crist T. O., Dormann C. F., Ewers R. M., Frund J., Holt R. D., Holzschuh A., Klein A. M., Kleijn D., Kremen C., Landis D. A., Laurance W., Lindenmayer D., Scherber C., Sodhi N., Steffan-Dewenter I., Thies C., van der Putten W. H. and Westphal C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87 (3): 661-685.
- Tscharntke Teja, Bommarco Riccardo, Clough Yann, Crist Thomas O., Kleijn David, Rand Tatyana A., Tylianakis Jason M., Nouhuys Saskya van and Vidal Stefan (2007). Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control* 43 (3): 294-309.
- Turner M.G. (1987) Landscape heterogeneity and disturbance. Springer-Verlag, New York, USA.
- Vallet J., Daniel H., Beaujouan V., Roze F. and Pavoine S. (2010). Using biological traits to assess how urbanization filters plant species of small woodlands. *Applied Vegetation Science* 13 (4): 412-424.
- Vasseur Chloé, Joannon Alexandre, Aviron Stéphanie, Burel Françoise, Meynard Jean-Marc and Baudry Jacques (2013). The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture Ecosystems & Environment* 166 (0): 3-14.
- Wagner H. H., Wildi O. and Ewald K. C. (2000). Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology* 15 (3): 219-227.
- Wamser S., Diekötter T., Boldt L., Wolters V. and Dauber J. (2012). Trait-specific effects of habitat isolation on carabid species richness and community composition in managed grasslands. *Insect Conservation and Diversity* 5 (1): 9-18.
- Westoby M., Leishman M. and Lord J. (1996). Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 351 (1345): 1309-1317.
- Whittaker R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30 (3): 280-338.
- Williams B.M. and Houseman G.R. 2013. Plant species richness increases with soil heterogeneity: Evidence from a field experiment. In *ESA 98th Annual Meeting* Minneapolis, Minnesota, USA.

- Williams N. S. G., Schwartz M. W., Vesk P. A., McCarthy M. A., Hahs A. K., Clemants S. E., Corlett R. T., Duncan R. P., Norton B. A., Thompson K. and McDonnell M. J. (2009). A conceptual framework for predicting the effects of urban environments on floras. *Journal of Ecology* 97 (1): 4-9.
- Wissinger S. A. (1997). Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: A template for biological control in annual crop systems. *Biological Control* 10 (1): 4-15.
- Woodcock B. A., Redhead J., Vanbergen A. J., Hulmes L., Hulmes S., Peyton J., Nowakowski M., Pywell R. F. and Heard M. S. (2010). Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture Ecosystems & Environment* 139 (1-2): 181-186.
- Zeleny D., Li C. F. and Chytry M. (2010). Pattern of local plant species richness along a gradient of landscape topographical heterogeneity: result of spatial mass effect or environmental shift? *Ecography* 33 (3): 578-589.

Annexes

—

Annexes 1 : Liste des productions scientifiques

Communications orales

Internationales

R. Duflot, S. Aviron, A. Ernoult, B. Burel, 2013. Effects of farmland landscape heterogeneity on biodiversity: is there a spatio-temporal complementation between crop fields? Session "Agriculture", **Ecological Society of America** 98th Annual Meeting. Minneapolis, Minnesota, USA

R. Duflot, S. Aviron, A. Ernoult, B. Burel. 2011. A mensurative experiment to study effects of landscape heterogeneity on biodiversity. Symposium "Linking Landscape Structure and Biodiversity", **International Association of Landscape Ecology** 8th Word Congress. Beijing, China

Nationales (France)

R. Duflot, S. Aviron, A. Ernoult, B. Burel. 2013. Effet de l'hétérogénéité de la mosaïque des cultures sur la diversité : existe-t-il une complémentation spatio-temporelle entre parcelles cultivées ? **6th French days of landscape ecology**. IALE France. Rennes, France

R. Duflot, S. Aviron, A. Ernoult, B. Burel. 2011. Hétérogénéité fonctionnelle et biodiversité : effets des interfaces et de la mosaïque agricole sur la biodiversité. **5th French days of landscape ecology**. IALE France. Aix-en-Provence, France

Comme co-auteur

S. Aviron, D. Alhassan, J. Baudry, C. Bertrand, F. Burel, **R. Duflot**, C. Puech, C. Vasseur. 2013. Role of the cultivated mosaic and its heterogeneity for biodiversity conservation in farming landscapes. **East meets West** Workshops 2013, Göttingen, Germany

F. Burel, A. Ernoult, A. Gil-Tena, L. Favre, C. Mony, **R. Duflot**, R. Georges, J. Baudry. 2012. **Ecologie du paysage et écologie végétale**. EcoVeg. Nancy, France

Posters

R. Duflot, R. Georges, S. Aviron, A. Ernoult, F. Burel. 2012. Agricultural landscape and biodiversity: Effects of landscape heterogeneity on carabid beetles and plants functional diversity in agricultural area. **British Ecological Society, Annual meeting**. Birmingham, United-Kingdom.

S. Aviron, H. Boussard, **R. Duflot**, A. Joannon, G. Martel, B. Roche et C. Thenail. 2012. L'organisation spatiale et temporelle des couverts agricoles contribue-t-elle aux continuités écologiques pour la biodiversité ? **Projet DIVA3, Agriconnect**.

Annexes 2

VU :

**Le Directeur de Thèse
Françoise BUREL**

VU :

**Le Responsable de l'École Doctorale
Nathalie THERET**

*VU pour autorisation de soutenance
Rennes, le*

**Le Président de l'Université de Rennes 1
Guy CATHELINEAU**

VU après soutenance pour autorisation de publication :
Le Président de Jury,

Résumé

L'hétérogénéité du paysage, définie par la composition en habitats et leur configuration spatiale, est considérée comme un facteur majeur affectant la biodiversité. Cependant, les effets de la composition et de la configuration sont souvent confondus du fait de corrélations entre les descripteurs de ces deux composantes. Il est crucial de déterminer leurs effets indépendants pour comprendre les processus qui contrôlent la biodiversité, et allouer les ressources dédiées à la conservation des espèces aux actions de gestion les plus pertinentes. L'objectif de cette thèse est, grâce à la mise en place de protocoles pseudo-expérimentaux dans l'ouest de la France, d'étudier les effets indépendant de la composition et de la configuration paysagère sur la richesse spécifique, la composition spécifique et la composition en traits fonctionnels des coléoptères carabiques et plantes vasculaires. Ces indices de diversité ont été mesurés au niveau du paysage (diversité gamma), et différentes représentations paysagères ont été testées pour comprendre le rôle de l'hétérogénéité de l'espace cultivé, au-delà de la seule prise en compte des habitats semi-naturels.

Les résultats indiquent que l'hétérogénéité paysagère joue un rôle de filtre écologique sur les espèces de carabes et de plantes en fonction de leurs traits fonctionnels. La composition paysagère affecte la composition spécifique de ces groupes, les divers habitats hébergeant des communautés différentes. La configuration affecte la diversité des carabes en lien avec des processus possibles de complémentarité entre habitats, tandis qu'elle n'a pas d'effet sur la diversité des plantes, qui ne semble donc pas déterminée par les processus de dispersion. Enfin, nos résultats soulignent que l'hétérogénéité liée aux habitats agricoles contribue à la diversité gamma.

Mots clés : écologie du paysage, biodiversité, hétérogénéité, diversité gamma, agriculture, plantes vasculaires, coléoptères carabiques, traits d'histoire de vie, protocole pseudo-expérimental.

Abstract

Landscape heterogeneity, defined by habitats composition and their spatial configuration, is considered as one of the main factor affecting biodiversity. However, the effects of landscape composition and configuration are often confounded because of correlations between the descriptors of these two components. It is crucial to separate the effects of compositional and configurational heterogeneity to understand the ecological processes driving biodiversity and to allocate conservation resources to the most effective actions. Mensurative experiments were carried out in western France to assess the independent effects of landscape composition and configuration on species richness, species composition, and functional traits composition of carabid beetles and vascular plants. These diversity indices were measured at landscape level (gamma diversity), and different landscape representations were tested to address the role of the farmland heterogeneity, beyond the semi natural habitat / farmland matrix dominant representation.

Results indicate that landscape heterogeneity act as an ecological filter on carabid and plant species according to their functional traits. Landscape composition affects species composition because different communities benefit from the various habitat types. In addition, landscape configuration influences carabid beetles diversity in relationships with possible complementation processes between habitats, but had no effect on plant diversity, suggesting dispersal was not a driving process of plant diversity. Furthermore, we found that the heterogeneity related to cultivated lands contributes to gamma diversity.

Keywords: landscape ecology, biodiversity, heterogeneity, gamma diversity, agriculture, vascular plants, carabid beetles, life history traits, mensurative experiment.